annales de l'amélioration des plantes

Trimestriel

1972

Vol. 22 . N° 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (1), 5-21.

ANALYSE QUANTITATIVE DE L'AUTO- ET DE L'INTERFERTILITÉ CHEZ QUELQUES FAMILLES DE LUZERNE

Yvette DATTÉE

Laboratoire de Zoologie,
École normale supérieure,
46 rue d'Ulm — Paris 5e

RÉSUMÉ

Onze familles de Luzerne ont été utilisées pour une étude quantitative de l'auto- et de l'interfertilité. Les effets des divers types de pollen et de la nature des parents femelles sur le nombre moyen de graines par gousse en croisement ont été dégagés. Les mesures de l'autofertilité des hydrides ont permis d'étudier l'hérédité quantitative de ce caractère : des aptitudes à la combinaison générale et spécifique ont été mises en évidence.

La corrélation entre l'autofertilité des familles et l'interfertilité des parents femelles des croisements est significative. Il en est de même pour la corrélation entre l'autofertilité des hybrides et l'autofertilité des parents. Pour les 11 familles utilisées, l'autofertilité se révèle donc être un caractère héritable.

Mots clés : *Luzerne, autofertilité, interfertilité.*

INTRODUCTION

La Luzerne cultivée (*Medicago sativa* L.) présente souvent des rendements en graines économiquement insuffisants. La densité des pollinisateurs est probablement en France un facteur limitant dans ce domaine, mais la fertilité des lignées intervient certainement aussi pour une grande part. En autofécondation, on trouve en effet chez cette espèce toute la gamme de fertilité, qui va de l'autostérilité totale à l'autofertilité complète. Des expériences ont donc été entreprises dans le but d'étudier l'hérédité quantitative de ce caractère de fertilité. Comme la Luzerne est une plante allogame, il était souhaitable d'étudier également l'interfertilité, c'est-à-dire la fertilité en croisement, puisque dans les conditions naturelles cet aspect seul présente un intérêt.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Le matériel utilisé a été préparé à la Station d'Amélioration des Plantes fourragères de Lusignan. Les 11 familles sont toutes d'origine flamande ; chacune est composée de 2 ou 3 individus seulement. Elles sont issues de croisements entre des populations ou des variétés synthétiques, suivis de 1 à 4 générations d'autofécondation. La fréquence de formation des gousses parmi les fleurs déclenchées, prise comme mesure de l'autofertilité en champ, s'étage de 0,00 à 0,84 selon les familles, qui ont donc été choisies de façon à couvrir toute la gamme d'autofertilité. Ces familles sont numérotées de 1 à 11 selon l'autofertilité croissante.

L'expression de la fertilité dépend beaucoup des conditions de culture, qu'il est donc nécessaire de préciser avant de présenter les résultats expérimentaux.

Tous les essais ont été menés dans une serre chauffée et éclairée toute la nuit. Les plantes sont cultivées dans des bacs de culture hydroponique contenant de la vermiculite, selon les conditions décrites par Demarly et Chesneaux (1966). La composition de la solution nutritive, utilisée par ces mêmes auteurs, a été légèrement modifiée par l'apport de 40 grammes de sulfate double de potasse et de magnésie pour 100 litres d'eau. Les autofécondations sont réalisées avec un cure-dent et les croisements sont effectués sans castration, en déclenchant les parents femelles avec l'angle d'une lame de verre sur laquelle on a recueilli le pollen du parent mâle en quantité suffisante et aussi constante que possible. Des résultats antérieurs (Bonciarelli, 1960 *a*, *b* ; Demarly, 1963) ont montré que, dans ces conditions, le risque d'obtenir des produits d'autofécondations parmi les croisements est très faible. Pendant le déroulement des expériences, nous avons établi les distributions du nombre de graines par gousse en croisements et en autofécondations. Les comparaisons des deux types de distributions ont montré que le nombre moyen de graines par gousse, ainsi que le nombre maximal de graines par gousse sont toujours très supérieurs en croisement. Une sélection des gousses à grand nombre de graines diminue donc encore la probabilité d'avoir un produit d'autofécondation parmi les croisements.

Divers indices sont utilisés pour mesurer l'auto- et l'interfertilité. Gray, Rice et Wang (1969) ont comparé le pourcentage de fleurs déclenchées formant des gousses, le nombre moyen de graines par gousse et le nombre moyen de graines par fleur déclenchée. Ces trois indices ne diffèrent pas par leur précision et ils sont en corrélation deux à deux. nous avons choisi de mesurer l'autofertilité par la fréquence de formation des gousses parmi les fleurs déclenchées. Il est ainsi possible de comparer les performances des individus en serre et en champ, et également de mesurer un grand nombre de F_1, puisque cet indice est le plus simple à déterminer. L'infertilité a été mesurée, en revanche, par le nombre moyen de graines par gousse en croisement. En autofécondation, on observe des différences importantes dans les fréquences de formation des gousses parmi les fleurs déclenchées, le nombre moyen de graines par gousse étant toujours faible et peu variable. En croisement il existe peu de différences entre les fréquences de formation des gousses parmi les fleurs croisées, le nombre moyen de graines par gousse étant, par contre, variable selon les croisements. L'autofertilité paraît donc être mieux caractérisée par la fréquence de formation des gousses parmi les fleurs déclenchées et l'interfertilité par le nombre moyen de graines par gousse. De plus, la mesure retenue pour l'interfertilité est peu biaisée par la présence éventuelle de gousses issues d'autofécondations puisque celles-ci contiennent toujours peu de graines.

I. — AUTOFERTILITÉ ET INTERFERTILITÉ DES PLANTES PARENTALES

1. — *Comparaison des mesures en serre et en champ*

Pour les 11 familles étudiées, la corrélation entre l'autofertilité mesurée en serre et en champ (tabl. 1) est de 0,88 ; elle est significativement différente de 0 au seuil de 0,05.

Les familles 8 et 9 ont un meilleur classement en serre qu'en champ. Les perfor-

mances de la famille 5, au contraire, sont pratiquement équivalentes à celles des familles 1 et 2 en serre, alors qu'elles leur étaient supérieures en champ.

Ces différences de classement mettent en évidence la variabilité de l'expression du caractère étudié et l'existence d'interactions génotype-milieu.

TABLEAU 1

Résultats des mesures de l'autofertilité des onze familles

Famille n°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Autofertilité en serre	0,01	0,01	0,02	0,04	0,02	0,32	0,14	0,62	0,68	0,40	0,81
Autofertilité en champ	0,00	0,04	0,08	0,14	0,15	0,24	0,25	0,32	0,45	0,54	0,84

2. — *Interfertilité entre plantes*

Parmi les 110 croisements et les 11 autofécondations possibles, il a fallu éliminer les résultats des autofécondations, trop peu nombreux, ainsi que les 30 croisements faisant intervenir les parents mâles 1, 2 et 5, qui ne fournissent pratiquement pas de pollen viable en serre.

Le nombre moyen de graines par gousse a été calculé, pour les autres croisements, à partir d'un seul représentant de chaque famille : c'est pourquoi nous parlerons ici de plantes individuelles. Les résultats sont traités par deux analyses de variance, l'une correspondant à un plan diallèle entre les individus 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11, l'autre à une analyse à deux facteurs entre les parents femelles 1, 2 et 5 et les parents mâles 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11.

Première analyse (tabl. 2)

Le modèle est celui qui est couramment utilisé dans les études de compétition (CHALBI, 1969 ; GALLAIS, 1970).

Soit $y(i/j)$ le nombre moyen de graines par gousse qui sont produites par le parent femelle i fécondé par le pollen du parent j. On peut écrire :

$$y(i/j) = \mu + \alpha_i + \beta_j + \varepsilon i/j$$

μ est la moyenne générale

α_i est un effet moyen de la plante femelle i en présence des p — 1 mâles

β_j est un effet moyen de la plante j lorsqu'elle sert de parent mâle aux p — 1 plantes femelles. Les estimations de α_i et de β_j sont telles que $\sum_i \alpha_i = 0$ et $\sum_j \beta_j = 0$

$\varepsilon i/j$ est une déviation aléatoire.

L'absence de répétition de l'expérience oblige à employer un modèle additif. Les effets spécifiques des croisements, s'ils existent, ne sont donc pas mis en évidence. Les résultats de l'analyse de variance sont rassemblés dans le tableau 3.

TABLEAU 2

Nombre moyen de graines par gousse produit par chaque parent femelle du croisement en présence de chaque parent mâle

(Plantes 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11)

♂ n°	♀ n°							
	3	4	6	7	8	9	10	11
3		3,70	1,57	2,85	6,03	8,31	3,09	3,10
4	3,41		2,08	2,82	5,57	8,47	3,46	3,03
6	3,51	3,90		3,71	5,87	8,81	3,65	4,21
7	3,07	3,11	2,81		5,11	5,73	2,50	3,55
8	3,38	3,87	3,15	3,27		8,79	3,33	3,68
9	3,86	3,93	2,56	3,00	7,85		3,39	3,93
10	3,38	3,95	3,25	2,40	5,41	8,07		3,56
11	2,72	4,42	2,34	3,51	5,56	8,05	2,89	

TABLEAU 3

Résultats de l'analyse de variance : nombres moyens de graines par gousse en croisement

(Plantes 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11)

Source de variation	d.d.l.	Somme des carrés	Carré moyen	F	$F_{0,01}$
Totale	55	185,98			
Liée aux sommes....	27	101,39	3,75		
« Aptitude générale ».	7	93,36	13,34	32,26**	3,70
Résiduelle comprenant « l'aptitude spécifique »	20	8,02	0,40		
Liées aux différences.	28	84,59	3,02		
Effets maternels	7	80,39	11,48	57,35**	3,64
Résiduelle comprenant les effets de réciprocité	21	4,20	0,20		

** Significatif à 1 p. 100.

Les effets maternels et « aptitude générale à la combinaison » sont hautement significatifs. Le terme « aptitude générale à la combinaison » est employé ici par analogie avec le croisement diallèle, mais il n'a pas exactement la même signification que dans ce dernier puisque les mesures ne portent pas sur la descendance des plantes. Il représente une aptitude moyenne à la production de graines lorsque les plantes sont utilisées indifféremment comme sources d'ovules ou de pollen.

Les estimations des paramètres α_i : « effet plante femelle » et β_j : « effet plante mâle » se trouvent sur le tableau 4.

TABLEAU 4

Nombre moyen de graines par gousse en croisement
Estimations de l'effet α_i du parent femelle et de l'effet β_j du parent mâle
(Plantes 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11)

Plante	3	4	6	7	8	9	10	11
α_i	— 0,89	— 0,37	— 1,59	— 1,21	+ 1,76	+ 3,90	— 0,98	— 0,62
β_j	— 0,23	— 0,13	+ 0,39	— 0,67	+ 0,30	+ 0,44	— 0,04	— 0,06

La signification biologique de l'effet mâle paraît assez simple : c'est une mesure de l'effet moyen du pollen lorsqu'il féconde les p — 1 autres plantes. L'état physiologique de la plante au moment où elle produit ce pollen intervient probablement sur sa qualité et, bien qu'on n'ait pas la possibilité de le vérifier ici, des facteurs génétiques doivent intervenir pour une part importante également. L'effet femelle comprend à la fois des mesures de la qualité des ovules, dans laquelle entrent en jeu des facteurs génétiques, de l'état physiologique de la plante au cours de la maturation des graines et des interactions génotype × milieu.

Le paramètre α_i est donc un indice de la fertilité de la plante, caractérisant à la fois son aptitude à former des ovules fonctionnels et son aptitude à produire des graines à partir de ces ovules.

On ne peut, ni pour les α_i ni pour les β_j, dégager les effets génétiques des effets de milieu.

Le coefficient de corrélation de rang de SPEARMAN entre les classements des plantes selon α_i et β_j est de 0,33. Il n'est pas significativement différent de 0. On peut toutefois remarquer que seule la plante 6 a des effets mâles et femelles de signes contraires. Les performances de cette plante contribuent pour une grande part à abaisser la corrélation.

En valeur absolue α_i est toujours supérieur à β_j, et les variations entre les paramètres α_i sont plus importantes que les variations entre les β_j. Cela signifie que les plantes diffèrent plus entre elles lorsqu'elles sont utilisées comme parent femelle que lorsqu'elles sont utilisées comme parent mâle ; et que pour la production de graines, l'effet du parent femelle est prépondérant.

Deuxième analyse.

Sur le tableau 5 sont portés les nombres moyens de graines par gousse dans les croisements entre les parents femelles 1, 2, et 5 et les parents mâles 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11.

TABLEAU 5

Nombre moyen de graines par gousse

Résultats des croisements entre les parents femelles 1, 2, 5 et les parents mâles 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 11

♀ n°	♂ n°								
	3	4	6	7	8	9	10	11	$\bar{x}$
1	2,25	2,20	1,50	2,74	1,91	3,25	2,29	1,62	2,22
2	3,22	3,19	2,53	2,48	3,45	2,48	2,45	2,69	2,81
5	1,79	2,62	2,25	2,63	3,16	2,80	2,22	2,36	2,48
Moyenne $\bar{x}$	2,42	2,67	2,09	2,62	2,84	2,84	2,32	2,22	

On utilise un modèle classique d'analyse à deux facteurs sans répétition :

$$y(i/j) = \mu + \alpha_i + \beta_j + \varepsilon i/j$$

Les notations sont les mêmes que dans l'étude précédente.

L'analyse de variance (tabl. 6) montre que les effets « plante mâle » et « plante femelle » ne sont pas significatifs ; l'effet femelle se traduit par une valeur de F qui est cependant voisine du seuil au niveau de probabilité 0,05.

TABLEAU 6

Résultats de l'analyse de variance

(Croisements entre les parents femelles 1, 2, 5 et les parents mâles 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11)

Source de variation	Somme des carrés	d.d.l.	Carré moyen	F	$F_{0,05}$
Totale	6,11	23			
Plante femelle	1,42	2	0,71	3,31	3,74
Plante mâle	1,68	7	0,24	1,12	2,76
Résiduelle comprenant l'interaction .	3,01	14	0,21		

Les plantes 1, 2, 5 apparaissent ici comparables et très peu fertiles. Cette faible fertilité doit masquer les autres effets puisque les différents types de pollen utilisés semblent ici équivalents, alors qu'ils ne l'étaient pas dans l'analyse précédente.

La comparaison des deux analyses conduit à s'interroger sur la validité du modèle additif. En effet, lorsque les croisements font intervenir des parents femelles de fertilité normale, on met en évidence des différences entre les effets des pollens. Lorsque les croisements font intervenir des parents femelles peu fertiles, les effets des pollens ne sont plus mis en évidence. On peut alors se demander s'il n'existe pas des interactions et si les effets des parents mâles ne sont pas d'autant plus différents entre eux que la fertilité des plantes femelles est plus élevée.

La première analyse ayant révélé des différences importantes quant aux effets femelles des plantes 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11, nous avons cherché à savoir si ces différences pouvaient être liées à des différences éventuelles quant au nombre moyen d'ovules par ovaire.

Nous avons donc dénombré 20, 40 ou 60 ovaires des plantes ou familles 1, 2, 3, 4, 6, 7, 9, 10 et 11, puis estimé les moyennes. En outre, nous avons calculé le nombre moyen de graines par gousse de chaque parent femelle croisé avec l'ensemble des autres parents. Les résultats, portés sur le tableau 7, permettent d'estimer la corrélation entre les deux variables.

TABLEAU 7

Relation entre le nombre moyen de graines par gousse en croisement et le nombre moyen d'ovules par ovaire

Plante ou famille	1	2	3	4	6	7	9	10	11
Nombre moyen d'ovules par ovaire	11,55	9,90	11,63	13,50	10,00	7,67	11,15	9,00	8,95
Nombre moyen de graines par gousse en croisement	2,33	2,66	3,33	3,84	2,54	3,08	8,03	3,21	3,58

Cette corrélation, égale à 0,32, n'est pas significativement différente de 0, résultat en accord avec ceux de GARTNER et DAVIS (1966).

Ces auteurs en déduisent qu'une sélection sur le nombre d'ovules n'améliorerait pas la production de graines. Cependant, dans l'expérience qui vient d'être présentée, certaines plantes ont produit des gousses contenant pratiquement autant de graines qu'il y avait d'ovules. Il serait donc intéressant d'étudier le déterminisme du nombre d'ovules fonctionnels. Si ce déterminisme est en partie génétique, l'augmentation du nombre d'ovules fonctionnels pourrait se répercuter sur la production de semences. Néanmoins il doit exister une régulation physiologique de type nutritionnel sans doute beaucoup plus importante que l'effet du nombre d'ovules par ovaire.

II. — AUTOFERTILITÉ DE LA F_1

On dispose pour cette étude des 56 hybrides entre les familles 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11 et des 24 hybrides issus des croisements femelle 1, 2 et 5 × mâle 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11.

L'étude des 80 hybrides a été répétée 3 fois dans le temps. La première répétition fut mise en place en juillet 1968, la seconde en décembre 1968, et la troisième en juillet 1969. Dans chaque bloc, 6 ou 7 individus représentant chaque croisement sont répartis au hasard, également espacés, dans deux bacs de culture.

La variabilité de la floraison a conduit à effectuer un nombre d'autofécondations différent sur chaque individu. On n'utilise, dans les analyses, que les résultats portant sur plus de trente fleurs. Le nombre total d'autofécondations effectuées sur les différents individus représentant une même F_1 varie de 500 à 1 100.

Quelle que soit la période de l'année, les inflorescences ont toujours été de petite taille. Cette caractéristique, souvent observée en conditions artificielles (Guy, Blondon et Durand, 1971), est accentuée ici par la forte densité des plantes. Les gousses obtenues sont toujours petites et peu spiralées ; elles contiennent peu de graines.

1. — *Étude des résultats individuels*

La fréquence de formation des gousses parmi les fleurs déclenchées a été calculée pour chaque plante dans les 3 blocs. La variabilité des performances des individus correspondant au même croisement est très élevée.

Les familles étudiées sont constituées d'individus issus par autofécondation d'une plante mère déjà consanguine. Par conséquent certains individus F_1 sont frères alors que d'autres ont des relations de parenté étroites, mais plus complexes.

Dans les cas où l'on a pu reconstituer la généalogie des F_1, des calculs de χ^2 portant sur les performances d'individus frères n'ont pas révélé une meilleure homogénéité des résultats. La variabilité des valeurs individuelles ne semble donc pas provenir du mode de constitution des familles.

2. — *Analyses statistiques*

Le tableau 8 donne les moyennes pondérées des trois blocs ainsi que le nombre total d'autofécondations effectuées sur tous les individus représentant un même croisement.

Les analyses statistiques portent sur les moyennes pondérées de chaque bloc. Elles comprennent deux analyses de variance (modèles fixes) : une analyse diallèle et une analyse à deux facteurs. Dans les deux cas les données sont transformées en arcsin $\sqrt{\ }$. Les variables suivent alors approximativement une loi normale. Les variances d'échantillonnage des données transformées sont inversement proportionnelles au nombre total d'autofécondations effectuées sur l'ensemble des représentants d'un croisement dans un même bloc. Les méthodes de calcul permettant de tenir compte de cette inégalité de variance sont trop complexes pour être utilisées dans le cadre de cette étude. Signalons seulement que l'hypothèse d'égalité des

variances nécessaire à la validité des analyses n'est pas vérifiée ici. Mais les tests utilisés sont robustes et les effets de l'inégalité des variances sont moins importants lorsque les analyses sont équilibrées, comme c'est le cas dans le diallèle. Pour l'analyse à deux facteurs, en revanche, nous avons estimé par la méthode classique une donnée manquante : ♀ 8 × ♂ 5 du bloc 1.

TABLEAU 8

Fréquence de formation des gousses parmi les fleurs déclenchées F_1

Moyenne pondérée des résultats des 3 blocs

♂ n°	♀ n° 1	2	5	3	4	6	7	8	9	10	11
3	0,22 *906*	0,16 *761*	0,16 *765*		0,10 *820*	0,22 *683*	0,19 *905*	0,12 *594*	0,25 *965*	0,23 *1 003*	0,25 *982*
4	0,12 *873*	0,13 *676*	0,33 *875*	0,08 *843*		0,21 *1 026*	0,16 *925*	0,36 *996*	0,37 *1 040*	0,38 *989*	0,46 *988*
6	0,21 *911*	0,16 *490*	0,27 *880*	0,26 *908*	0,21 *1 030*		0,28 *931*	0,29 *727*	0,31 *955*	0,35 *1 041*	0,43 *1 003*
7	0,14 *660*	0,11 *510*	0,34 *846*	0,25 *774*	0,20 *1 035*	0,24 *876*		0,24 *906*	0,33 *742*	0,34 *1 022*	0,33 *1 093*
8	0,28 *837*	0,40 *636*	0,49 *705*	0,15 *868*	0,31 *1 107*	0,27 *888*	0,32 *998*		0,42 *826*	0,49 *1 054*	0,43 *952*
9	0,16 *947*	0,14 *709*	0,36 *846*	0,22 *960*	0,31 *1 103*	0,28 *947*	0,28 *799*	0,45 *749*		0,55 *1 047*	0,57 *1 052*
10	0,22 *968*	0,28 *765*	0,45 *813*	0,23 *944*	0,41 *877*	0,36 *981*	0,42 *765*	0,47 *785*	0,51 *1 097*		0,36 *972*
11	0,32 *1 029*	0,34 *913*	0,40 *935*	0,24 *987*	0,43 *964*	0,45 *1 002*	0,40 *908*	0,43 *691*	0,56 *1 026*	0,36 *750*	

Dans l'angle droit de chaque case est reporté le nombre total d'autofécondations effectuées.

Résultats des analyses de variance.

Analyse à deux facteurs.

Soit y_{ijk} la variable obtenue après transformation en arcsin $\sqrt{\ }$ de la fréquence de formation des gousses parmi les fleurs déclenchées,

$$y_{ijk} = \mu + a_i + b_j + d_k + s_{ij} + r_{ik} + t_{jk} + e_{ijk}$$

a_i est l'effet du parent femelle i

b_j est l'effet du parent mâle j

d_k est l'effet du bloc k

s_{ij}, r_{ik} et t_{jk} les interactions ♀ i × ♂ j, ♀ i × bloc k et ♂ j × bloc k
e_{ijk} est une variable aléatoire.

TABLEAU 9

Autofertilité de la F_1

Analyse de variance parents femelles 1, 2 et 5, parents mâles 3, 4, 6 à 11

Source de variation	d.d.l.	Somme des carrés	Carré moyen	F	$F_{0,01}$
Totale	70	5 591,26			
Effet parent ♀	2	1 263,44	631,72	33,28**	5,13
Effet parent ♂	7	2 067,77	295,40	15,56**	3,08
Effet bloc	2	575,85	287,93	15,17**	5,13
Interaction parent ♀-parent ♂	14	830,09	59,29	3,12**	2,52
Résiduelle	45	854,10	18,98		

** Significatif à 1 p. 100.

Les résultats portés sur le tableau 9 montrent que les effets parent femelle, parent mâle, blocs, et l'interaction parent femelle × parent mâle sont hautement significatifs.

Les deux autres interactions, non significatives, sont groupées avec la variance résiduelle.

Il est intéressant, malgré l'existence de l'interaction parent femelle × parent mâle, d'estimer globalement les effets des parents, les carrés moyens des effets parent ♀ et parent ♂ étant nettement plus élevés que le carré moyen de l'interaction.

Les estimations des effets a_i sont alors :

a_1	a_2	a_3
— 3,68	— 2,19	5,86

a_1 et a_2 ne sont pas significativement différents entre eux mais signiffcativement différents de a_5.

Les estimations des effets b_j sont les suivantes :

$b_3 = -5{,}78$; $b_4 = -4{,}72$; $b_6 = -1{,}35$; $b_7 = -5{,}33$
$b_8 = +9{,}64$; $b_9 = -2{,}32$; $b_{10} = 3{,}05$; $b_{11} = 6{,}38$

b_3 ; b_7 ; b_4 ; b_9 ; b_6 ; b_{10} ; b_{11} ; b_8

Les estimations réunies par un même trait ne sont pas significativement différentes entre elles. Les comparaisons des estimations des paramètres a_i comme des paramètres b_j ont été faites par la méthode des contrastes avec un risque d'erreur de 5 p. 100.

Analyse diallèle.

Le modèle classique utilisé s'écrit (GRIFFING, 1956) :

$$y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + d_k + e_{ijk}$$

μ est la moyenne générale
g_i est l'aptitude à la combinaison générale du parent i
s_{ij} est la contribution spécifique au croisement $i \times j$ ($s_{ij} = s_{ji}$)
r_{ij} est la contribution provenant de la différence entre le croisement ♀ $i \times$ ♂ j et le croisement réciproque ♀ $j \times$ ♂ i ($r_{ij} = -r_{ji}$)
d_k est l'effet du $k^{ième}$ bloc
e_{ijk} est une variable aléatoire.

Les résultats de l'analyse de variance, portés sur le tableau 10, montrent que les effets blocs, l'aptitude à la combinaison générale et l'aptitude à la combinaison spécifique sont hautement significatifs, tandis que les effets réciproques ne le sont pas.

TABLEAU 10

Autofertilité de la F_1
Résultats de l'analyse diallèle

Source de variation	d.d.l.	Somme des carrés	Carré moyen	F	$F_{0,01}$
Totale	167	12 519,24			
Blocs	2	1 193,42	596,71	29,64**	4,82
A.G.C	7	7 036,82	1 005,26	49,94**	3,82
A.S.C.	20	1 810,23	90,51	4,5 **	2,06
Réciproque.....	28	264,52	9,45	NS	
Résiduelle	110	2 214,25	20,13 = $\hat{\gamma}$		

** Significatif à 1 p. 100.

Les estimations des aptitudes à la combinaison générale (tabl. 11) peuvent être comparées entre elles.

TABLEAU 11

Autofertilité
Estimation des aptitudes à la combinaison générale des familles 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11

Plante n°	3	4	6	7	8	9	10	11
$\hat{g}_i$	— 9,53	— 3,30	— 1,59	— 2,60	1,42	4,73	4,74	6,12

On estime la variance de $| \hat{g}_i - \hat{g}_j |$ par $\hat{\gamma}/r(p-2)$ (RENE, 1968) où $\hat{\gamma}$ est le carré moyen résiduel, p le nombre de parents, r le nombre de blocs. En admettant un pourcentage d'assertions fausses de 1 p. 100, et un risque d'erreur inférieur à 28 p. 100 pour l'ensemble des 28 comparaisons, on peut dire que $\hat{g}_i$ est supérieur à $\hat{g}_j$ si :

$$(\hat{g}_i - \hat{g}_j) \geqslant t(110\,;\,0{,}01)\sqrt{\text{var}\,(\hat{g}_i - \hat{g}_j)} = 2{,}47$$

Quatre groupes de familles sont alors formés : 3, 4, 7, 6, 8, 9, 10, 11. Les aptitudes à la combinaison générale des familles 4, 7, 6 et 9, 10, 11 ne sont pas significativement différentes entre elles.

TABLEAU 12

Autofertilité

Estimations des effets spécifiques s_{ij} entre les familles 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11

♂ n°	♀ n°							
	3	4	6	7	8	9	10	11
3								
4	— 4,07							
6	5,96	— 2,18						
7	4,96	— 3,49	0,65					
8	— 4,20	2,88	— 2,06	— 0,77				
9	— 0,46	— 0,07	— 3,95	— 2,15	0,15			
10	— 0,83	2,47	— 1,46	2,12	3,41	3,07		
11	— 1,37	4,46	3,03	— 1,33	0,58	3,41	— 8,79	

Les estimations des aptitudes à la combinaison spécifique (tabl. 12) mettent en évidence un effet spécifique négatif très élevé entre les familles 10 et 11. Effet spécifique, probablement dû à un apparentement entre les deux familles concernées. Comme les tests qui permettent de comparer ces aptitudes spécifiques sont peu puissants du fait du grand nombre de comparaisons, ils n'ont pas été effectués.

L'absence d'effets réciproques traduit en particulier l'absence d'effets maternels.

Les effets blocs, mis en évidence dans les deux analyses, peuvent être attribués à des variations des conditions de milieu puisque les expériences ont été répétées dans le temps. Par analogie, on peut donc supposer que la variabilité des résultats individuels d'un même bloc est due, en partie, aux variations des conditions de milieu pendant la durée d'une répétition.

DISCUSSION

1. — *Importance de la variabilité*

Les mesures de l'autofertilité des plantes parentales en serre et en champ comme celles de l'autofertilité de la F_1 ont mis en évidence une variabilité importante dans d'expression de ce caractère.

De nombreux auteurs ont également noté l'importance de la variabilité dans des études de fertilité chez la Luzerne. ARMSTRONG (1952) souligne que les performances des plantes sont souvent différentes en serre et en champ. WHITEHEAD et DAVIS (1954) font remarquer que les facteurs responsables de la compatibilité sont très sensibles aux conditions de milieu. GARTNER et DAVIS (1966) mettent en évidence des variations dans l'expression de la fertilité selon les dates des autofécondations.

L'origine de cette variabilité est mal connue. MILLER et SCHONHORST (1968) ont montré que l'autofertilité, maximale en début de floraison, devient ensuite très variable.

Des connaissances plus précises sur la physiologie de la reproduction de l'espèce devraient apporter des renseignements complémentaires.

Il est effectivement probable que l'hygrométrie, l'éclairement et la température jouent un rôle dans la fécondation. On peut concevoir qu'à certaines températures, le tube pollinique croît suffisamment vite pour atteindre l'ovule et effectuer la fécondation, alors qu'à d'autres températures, il ne peut pas atteindre l'ovule dans des limites de temps compatibles avec sa durée de vie. Ces facteurs n'excluent pas le rôle éventuel de l'âge de la plante et de son état physiologique. De plus, un matériel tétraploïde se montre toujours plus variable qu'un matériel diploïde.

Malgré la variabilité des résultats individuels, les analyses statistiques ont révélé l'existence de facteurs génétiques, en mettant en évidence des aptitudes à la combinaison générale et spécifique.

2. — *Relations entre l'autofertilité et l'interfertilité*

La corrélation entre l'autofertilité, mesurée par la fréquence de formation des gousses parmi les fleurs déclenchées, et l'interfertilité, mesurée par le nombre moyen de graines par gousse, produit par un parent femelle en présence des divers types de pollen, est de 0,78. Cette corrélation, estimée avec 9 degrés de liberté, est significativement différente de 0 au seuil de 1 p. 100. De nombreux auteurs, parmi lesquels WHITEHEAD et DAVIS (1954), BOLTON (1948), l'ont également mise en évidence. WHITEHEAD et DAVIS pensent qu'il existe un certain nombre de facteurs communs influençant la formation de gousses et le nombre de graines par gousse, alors que d'autres facteurs conditionneraient l'un des caractères et pas l'autre.

La corrélation entre les effets β_j des parents mâles sur l'interfertilité et leur autofertilité est de 0,47. Cette corrélation n'est pas significativement différente de 0, résultat en accord avec ceux de WHITEHEAD et DAVIS.

3. — *Relations entre l'autofertilité des parents et l'autofertilité de la F_1*

L'ensemble des résultats portant sur les 80 hybrides permet d'estimer l'autofertilité moyenne des descendants d'une famille utilisée comme parent femelle. La corrélation entre l'autofertilité moyenne des descendants et l'autofertilité de la famille mère est de 0,80 si l'on prend la mesure des parents en serre et de 0,86 si l'on prend la mesure des parents en champ. Ces deux corrélations sont significativement différentes de 0, au seuil de 1 p. 100.

En portant sur un graphique l'autofertilité moyenne de la descendance en fonction de l'autofertilité moyenne des parents pour les familles 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11, on met en évidence une liaison positive entre les deux variables (fig. 1).

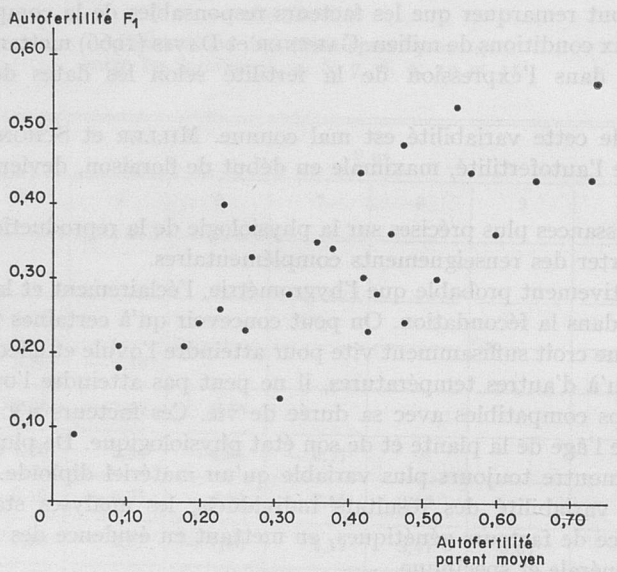


FIG. 1. — *Familles 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11*
Autofertilité de la F_1 en fonction de l'autofertilité du parent moyen

Il n'est pas souhaitable d'estimer ici un coefficient de corrélation, car les données ne sont pas indépendantes, chaque famille intervenant plusieurs fois dans la mesure du parent moyen. Il est préférable de calculer pour chaque famille utilisée comme parent mâle ou femelle, la corrélation entre l'autofertilité de l'autre parent et l'autofertilité des descendants (tabl. 13). On constate que certaines corrélations ne sont pas significatives, en particulier celles qui font intervenir les familles 3, 10, 7 et 8, où avaient été décelées de fortes aptitudes à la combinaison spécifique. Il n'est pas possible de tester l'homogénéité de ces estimations puisqu'elles ne sont pas indépendantes ; on peut cependant en estimer une moyenne pondérée par l'inverse de la variance, en utilisant la transformation de Fisher. L'estimation moyenne de la corrélation mère-enfant moyen est alors de 0,69. On ne peut pas connaître exactement le nombre de degrés de liberté, mais il est supérieur à 6 ; cette corrélation est donc vraisemblablement significative puisque le seuil à 5 p. 100 pour 8 degrés de liberté

est de 0,63. L'estimation moyenne de la corrélation père-enfant moyen est égale à 0,67 ; le nombre de degrés de liberté est ici supérieur à 8 ; la corrélation est donc probablement significative.

TABLEAU 13

Corrélations intra-familles entre l'autofertilité d'un parent et l'autofertilité de la F_1

Famille	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Parent femelle-F_1	—	—	0,46	0,83*	—	0,81*	0,57	0,41	0,82*	0,51	0,69*
Parent mâle-F_1	0,64	0,66	0,31	0,82*	0,65	0,75*	0,74*	0,73*	0,80*	0,65	0,66

* Significatif à 5 p. 100.

CONCLUSION

La mise en évidence des effets parents femelles des familles 1, 2 et 5, des effets parents mâles des familles 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11, des interactions parent femelle × parent mâle, et des aptitudes à la combinaison générale et spécifique des familles 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 et 11 montre que l'autofertilité a une origine génétique. L'existence des corrélations entre les performances des parents et celles des descendants signifie que l'autofertilité a une héritabilité élevée.

CHEN (1950) avait noté chez *Melilotus alba* que la fertilité des croisements est généralement voisine de celle de la moyenne parentale. WHITEHEAD et DAVIS (déjà cités) ont montré sur la luzerne que l'autofertilité de la F_1 se place autour des moyennes parentales.

L'étude présentée est uniquement descriptive et quantitative ; les causes de la stérilité des familles n'ont pas été recherchées. Des travaux sur les tubes polliniques et les ovules (COOPER, BRINK et ALBRECHT, 1937 ; ARMSTRONG, 1952) ont montré que les origines de la stérilité étaient certainement diverses.

Toutes les expériences ont été faites à partir de familles choisies pour leur autofertilité ; aussi ne peut-on pas tirer de conclusions générales sur l'importance des variances génétiques quant à l'autofertilité. Cependant, l'ensemble des 11 groupes utilisés couvre pratiquement toute la gamme d'autofertilité existant chez la luzerne cultivée ; il est donc possible d'envisager les conséquences éventuelles des résultats énoncés sur les plans de sélection pour la fertilité.

L'existence d'aptitudes à la combinaison générale et spécifique montre que l'autofertilité peut être sélectionnée sur les valeurs additives et sur les interactions, mais une telle sélection doit être entreprise en gardant à l'esprit l'existence de la corrélation entre l'auto- et l'interfertilité. L'interfertilité est un caractère plus intéressant

pour la production de graines que l'autofertilité, mais une amélioration de l'interfertilité s'accompagnera d'une augmentation de l'autofertilité.

Une telle augmentation de l'autofertilité, peu désirable la plupart du temps, ne sera pas gênante dans la mesure où la compétition entre l'auto- et l'allopollen est toujours en faveur du pollen étranger. En revanche, une augmentation de l'interfertilité présenterait un intérêt économique important pour la production de luzerne.

Reçu pour publication en mars 1972.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier MM. M. Lamotte, Y. Demarly et J. Génermont de m'avoir permis de réaliser ce travail et de m'avoir conseillée tout au long de cette étude, ainsi que M. P. Guy pour m'avoir procuré le matériel végétal.

SUMMARY

QUANTITATIVE STUDY OF THE SELF- AND CROSS-FERTILITY IN SOME LUCERN FAMILIES

A quantitative study of the self and cross fertilitity has been made on eleven Lucern families selected from the « Flamand » ecotype for their various self fertilities.

Experimental results have shown that seeds per pod, mean number in cross-pollination depends both on male and female parents and that the female parent effect is preponderant.

There is no correlation between the mean number of seeds per pod in cross pollination and the mean number of ovules per ovary of the female parent.

Hybrids obtained from initial families have been used to study the inheritance of self-fertility : general and specific combining abilities may be shown.

Relations between initial families self- and cross-fertilities, as well as relations between F_1 and parental self-fertilities have been discussed.

Mean number of seeds per pod produced by the female parent, crossed with all the other males is in correlation with the self-fertility of the female family. There is a significant correlation between families and descendants self-fertilities.

For the studied families, self-fertility is an hereditary feature.

RÉFÉRENCES BIBIOGRAPHIQUES

Armstrong J. M., 1952. Self-Sterility studies in Alfalfa. *Sci. Agric.*, **32**, 153-162.

Bolton J. L., 1948. A study of combining ability of Alfalfa in relation to certain methods of selection. *Sci. Agric.*, **28**, 97-126.

Bonciarelli F., 1960 *a*. Resultati di una prova di controllo di impollinazione su *Medicago sativa* L. *Ricerca scient.*, **12**, 1978-1989.

Bonciarelli F., 1960 *b*. Su alcuni accorgimenti per ridurre il tasso di autogamia nell'Erba medica. *Ann. Fac. Agrar. Univer. Perugia*, **15**, 157-162.

Chalbi N., 1969. *Contribution à l'étude des phénomènes d'interactions biologiques entre génotypes en association et leur interprétation biométrique.* Thèse Fac. Sci., Paris, 1969.

Chen H. H., 1950. *The inheritance of self-sterility in auto-tretraploid sweet clover* (Melilotus alba) Master's thesis Iowa State College (unpublished).

Cooper D. C., Brink R. A., Albrecht H. R., 1937. Embryo mortality in relation to seed formation in Alfalfa (*Medicago sativa*). *Amer. J. Bot.*, **24**, 203-213.

DEMARLY Y., 1963. *Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes.* Thèse Fac., Paris, 101 p. *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, 307-408.

DEMARLY Y., CHESNATEUX Marie-Thérèse, 1966. La culture de la Luzerne en conditions artificielles. *Ann. Amélior., Plantes*, **16**, 3, 299-305.

GALLAIS A., 1970. Modèle pour l'analyse des relations d'associations binaires. *Biométr.-Praxim.*, **11**, 23, 51-80.

GARTNER A., DAVIS R. L., 1966. Effects of self-compatibility on chance crossing in *Medicago sativa* L. *Crop. Sci.*, **6**, 61-63.

GRAY E., RICE J. S., WANG G. L., 1969. Comparisons of three indexes of self - and cross - compatibility in Alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Crop Sci.*, **9**, 419-420.

GRIFFING B., 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Biol. Sci..*, **9**, 463-493.

GUY P., BLONDON F., DURAND J., 1971. Action de la température et de la durée d'éclairement sur la croissance et la floraison de deux types éloignés de luzerne cultivée. *Medicago sativa*, L. *Ann. Amélior. Plantes* **21**, 4, 409-422.

RENÉ R., 1968. *Étude de la structure de la variance génétique d'une population panmictique à l'équilibre chez une espèce tétraploïde.* Thèse 3e cycle, Fac. Sciences de Paris, 85 p.

WHITEHEAD W. L., DAVIS R. L., 1954. Self-and cross-compatibility in Alfalfa, *Medicago sativa. Agron. J.*, **46**, 452-456.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (1), 23-38.

EFFETS DE QUELQUES SUBSTANCES DE CROISSANCE SUR L'INDUCTION FLORALE CHEZ LE POIRIER

A. LLORENTE (1), (2) C. BRIAN et J. HUET

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches d'Angers, I. N. R. A.,
49 - Beaucouzé

RÉSUMÉ

Cette étude a eu pour but d'analyser l'action de cinq substances de croissance sur la mise à fleurs des productions courtes, ou brachyblastes, chez la variété de Poirier *Williams*. Il s'agit de l'acide gibbérellique GA_3, de deux ralentisseurs, le CCC et le B 9, et de deux substances aux effets encore mal connus, l'acide triiodobenzoïque (TIBA) et l'Éthrel.

La production de nouveaux entre-nœuds par l'apex, ainsi que leur élongation, ont été stimulées par GA_3 et TIBA, mais fortement inhibées par le B 9 et le CCC. L'Éthrel a inhibé seulement la production d'entre-nœuds, sans aucun effet sur leur élongation.

L'étude de la relation entre le taux d'induction florale et la surface foliaire de chaque production courte fait apparaître que l'acide gibbérellique a fortement réduit l'induction florale, alors que le B 9 et le CCC l'ont nettement augmentée. Le TIBA et l'Éthrel n'ont pas provoqué de modifications par rapport au témoin.

Ces effets, d'autant plus prononcés que la surface foliaire est plus réduite, ont été enregistrés sur des arbres dont les fleurs avaient été supprimées avant l'application des traitements.

Mots clés : *Poirier, substances de croissance, induction florale, entre-nœuds, surface foliaire.*

I. — INTRODUCTION

Depuis plusieurs années, les arboriculteurs français sont très sollicités par différentes firmes pour l'application à leurs arbres, et plus particulièrement aux poiriers, de diverses substances de croissance. Parmi elles, les plus utilisées sont l'acide gibbérellique et les ralentisseurs de croissance.

(1) Ce travail est extrait d'une thèse présentée d'Université à la Faculté des Sciences d'Orléans par M. LLORENTE, le 20 octobre 1970.

(2) Adresse actuelle : Est. Exp. Agr. « Alto Valle » CC. 52 - General Roca-Provincia Rio Negro. *Argentine.*

La synthèse des résultats d'essais effectués sur les effets de ces substances ne permet pas de dégager encore des règles pratiques d'emploi garantissant l'efficacité et la fiabilité de tels traitements. Les deux raisons essentielles de ce demi-échec nous paraissent être :

— La méconnaissance des effets primaires de ces substances sur les différentes manifestations physiologiques de l'arbre, dont l'intégration contrôle finalement la productivité : croissance, induction florale, chutes physiologiques et grossissement des fruits.

— La méconnaissance, inévitable, du niveau des substances de croissance endogènes présentes dans l'arbre pendant la période présumée d'action des substances apportées et de leurs interactions avec ces dernières.

Ce constat nous a conduit à engager des recherches sur les effets précis de ces substances, en nous limitant toutefois à leur description sans en aborder les aspects biochimiques. Cette mise au point concerne exclusivement les effets enregistrés sur l'induction florale.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — *Les substances de croissance appliquées*

Leur choix a été fait en tenant compte des formulations commerciales déjà proposées aux producteurs, des informations bibliographiques, de notre propre expérience enfin concrétisée par trois publications précédentes (L. DECOURTYE, 1963 ; C. BRIAN, 1966 et 1970). Ont été retenus :

l'acide gibbérellique (GA_3),
l'acide triiodobenzoïque (TIBA),
l'acide N-diméthylamino-succinamique (B 9),
le chlorure de 2-chloroéthyl triméthyl ammonium (CCC),
l'acide 2-chloroéthyl-phosphonique (Éthrel).

a) *L'acide gibbérellique.*

A la suite des travaux de divers chercheurs, dont MODLIBOWSKA (1961), le premier emploi pratique proposé pour l'acide gibbérellique utilise sa propriété de favoriser le développement parthénocarpique des jeunes fruits après destruction d'un pourcentage élevé d efleurs par des gelées printanières. Une telle méthode de « lutte chimique » contre les gelées présente évidemment un grand intérêt. Son application est néanmoins freinée par la « réponse » variable des variétés au traitement, *et les risques de réduction du taux d'induction florale,* donc de l'abondance de la floraison l'année suivante. Cet effet défavorable a été mentionné entre autres par MODLIBOWSKA elle-même sur Poirier (1965) et par VARGA (1964) sur Pommier lorsque des concentrations élevées sont appliquées ainsi que des quantités importantes de liquide à l'hectare.

Cet effet inhibiteur de l'acide gibbérellique sur l'induction florale semblerait d'ailleurs confirmé par la concordance mentionnée sur Pommier par LUCKWILL (1964) entre l'époque d'induction florale et la mise en évidence dans les pépins d'une concentration maximale de substances ayant des activités de « type gibbérelline ». La mise en évidence des gibbérellines A_4 et A_7 dans les pépins de pommes par F. G. DENNIS et J. P. NITSCH (1966), puis par LUCKWILL, WEAVER, MAC MILLAN (1969), le rôle nettement inhibiteur des pépins, vérifié sur pommier par B. G. CHAN et J. C. CAIN (1967) et sur poirier par W. H. GRIGGS, C. MARTIN et B. IWAKIRI (1970) et par J. HUET (1972) ne font que renforcer l'hypothèse émise par LUCKWILL.

A signaler également que GA_3 a été mis en évidence chez des fruits parthénocarpiques de pommier (HAYASHI *et al.*, 1968).

b) *L'acide triiodobenzoïque.*

L'utilisation de cette substance sur les arbres fruitiers n'a pas dépassé jusqu'à maintenant le stade de l'expérimentation. L'effet le plus connu à la suite des travaux de BUKOVAC (1964) est l'écartement des branches charpentières, ce qui confère une plus grande solidité à la charpente de l'arbre. Plusieurs auteurs ont également enregistré une augmentation du taux d'induction florale sur Pommier (GREENHALGH, 1965) et sur Poirier (EDGERTON *et al.*, 1964).

c) *Le B 9.*

Ce sont les effets enregistrés sur la fructification qui ont en premier lieu conduit à envisager une application pratique de ce ralentisseur de croissance : réduction des chutes de pré-récolte, retard de la maturité, augmentation du taux de fructification, amélioration de la coloration des fruits.

Mais l'effet le plus spectaculaire et le plus reproductible est le ralentissement, voire l'arrêt complet de la croissance des pousses, ceci aussi bien sur Pommier que sur Poirier et différentes espèces à noyaux (BATJER *et al.*, 1964 ; GRIGGS *et al.*, 1965 ; EDGERTON et HOFFMAN, 1965 ; GRIGGS et IWAKIRI, 1968 ; C. BRIAN, 1970, etc.).

Cette réduction de la croissance, peut-être due à une interaction avec la biosynthèse des gibbérellines endogènes (DENNIS *et al.*, 1965), se manifeste surtout par une réduction de la longueur des entre-nœuds et s'accompagne très généralement d'une augmentation du taux d'induction florale.

d) *Le CCC.*

Les effets du CCC sont très voisins de ceux du B 9. En dehors de ceux qui ont également été enregistrés sur la fructification, l'effet le plus spectaculaire là aussi, est la réduction ou l'arrêt de la croissance des pousses (MARCELLE, 1965-1966 ; MODLIBOWSKA, 1966 ; BRIAN, 1970). Cette action dépressive sur la croissance serait due à un blocage partiel du système physiologique fournissant les gibbérellines nécessaires aux mécanismes d'élongation des tiges (HARADA et LANG, 1965). Elle s'accompagne très généralement d'une augmentation du taux d'induction florale.

e) *L'Éthrel.*

Ce produit est le moins expérimenté de ceux qui ont été retenus pour cette étude. On sait qu'il agit en libérant de l'éthylène dans les tissus des plantes (COOKE et RANDALL, 1968). Les effets morphologiques et physiologiques cités sur les arbres fruitiers sont nombreux. Ils exigent pour beaucoup d'entre eux d'être confirmés par des expériences complémentaires. Citons l'inhibition de la croissance des pousses (EDGERTON et GREENHALGH, 1969), l'accélération de la maturation des fruits (CLYJSTERS et PORREYE, 1970) et l'abscission des fruits (LUCKWILL et CHILD, 1968), seule propriété faisant l'objet d'essais d'application pour faciliter la récolte mécanique. Aucune mention n'est faite d'un effet sur l'induction florale.

Suivant leur effet sur la croissance des arbres fruitiers à pépins, il est donc possible de classer en deux groupes bien différenciés les différentes substances de croissance utilisées dans ce travail : d'une part les inhibiteurs : B 9, CCC et, semble-t-il, Éthrel, d'autre part l'activateur GA_3. Le TIBA ne peut être placé dans aucune de ces deux catégories de façon définitive. Tous ces produits agissent sur la croissance des pousses en modifiant de nombreux mécanismes physiologiques chez le végétal et favorisent ou non la mise à fleurs.

L'ensemble des travaux rapportés concernant le rôle de ces produits dans la physiologie des arbres fruitiers à pépins montre que *tous les effets enregistrés sur la floraison ont été accompagnés et souvent précédés d'une modification de la croissance des pousses.* Il faut donc envisager de préciser si les substances citées exercent réellement une action directe sur la mise à fleurs, en plus de leur effet sur la croissance, ou bien si c'est en modifiant la croissance et les concurrences trophiques et hormonales entre la croissance et la mise à fruits qu'elles influent sur l'induction florale.

B. — *Le matériel végétal utilisé. La méthode expérimentale*

Des poiriers de la variété *Williams*, greffés sur Cognassier, ont été choisis à la mi-avril de 1969, dans une parcelle du domaine de la Station de Recherches fruitières d'Angers. Ces arbres avaient été plantés au cours de l'hiver 1954-1955 et conduits en gobelet en taille longue. Les arbres choisis ont été retenus pour leur homogénéité de vigueur et leur intensité de floraison et de production en 1968.

Le dispositif expérimental adopté est un essai en blocs incomplets avec quatre traitements

et un témoin non traité sur chaque arbre, et cinq répétitions, la parcelle élémentaire étant la charpentière. Un sixième arbre, qui a reçu tous les traitements, a été utilisé hors dispositif pour effectuer les prélèvements de feuilles nécessaires à la détermination des relations entre longueur et surface du limbe.

Un septième arbre a été choisi et n'a reçu aucun traitement. Cet arbre a été retenu pour permettre de noter par différence avec les traités, d'éventuelles interactions entre charpentières. En fin d'expérimentation aucune différence n'a pu être constatée, ce qui a confirmé l'analyse statistique exécutée sur le dispositif constitué par les six autres arbres et les observations antérieures faites par HUET (1965) sur le comportement indépendant des charpentières au moins pendant une période de 2 ans.

Le choix des diverses substances et des doses d'application a été effectué en retenant les combinaisons rapportées comme les plus efficaces, d'un point de vue pratique, par la bibliographie.

Les cinq traitements utilisés étaient les suivants (exprimés en matière active) :

a) acide gibbérellique (GA_3) à 50 mg/l,
b) acide triiodobenzoïque (TIBA) à 50 mg/l,
c) acide N-diméthylamino-succinamique (B 9) à 2 500 mg/l,
d) chlorure de (2-chloroéthyl) triméthyl ammonium (CCC) à 2 500 mg/l,
e) acide 2-chloroéthyl-phosphonique (Éthrel) à 500 mg/l auxquels s'ajoutait le témoin non traité.

Les traitements ont été appliqués le 20 mai 1969. Cette époque (environ trois à quatre semaines après la pleine floraison) est la plus propice pour que les substances puissent agir sur l'induction florale. En effet, d'une part, l'action à la fois sur la croissance et sur l'induction florale est d'autant plus grande que le traitement est effectué plus près de la floraison, d'autre part, la pénétration des produits pulvérisés nécessite la présence de feuilles bien développées.

Aucun effet phytotoxique n'a été observé. Pendant la semaine du 21 au 27 avril 1969 (c'est-à-dire une semaine après la floraison), *les jeunes fruits ont été supprimés sur les six arbres retenus, ce qui permet d'éviter l'effet perturbateur qu'exerce la présence du fruit sur l'induction florale* et ainsi de mieux apprécier les effets directs, inducteurs ou inhibiteurs des substances appliquées. En même temps, chaque corymbe a été repéré par une bague.

A la base du pédoncule floral de chaque corymbe se développent de un à trois bourgeons à partir de primordia préformés. Ils constitueront *les bourgeons de bourse*, organe particulier aux Pomacées et qui résulte d'une sorte de tubérisation de la base du pédoncule floral.

Au cours de la première semaine de juin, chaque bourgeon de bourse situé à la base des corymbes a été numéroté (repérage par étiquette paraffinée) pour pouvoir suivre son évolution durant la saison, puis l'année suivante jusqu'à la floraison.

Les types de production ont été répartis en quatre classes en tenant compte de la longueur finale :

0 à 1 cm = dards
1 à 3 cm = dards longs
3 à 20 cm = brindilles
> 20 cm = rameaux

Ces catégories, basées sur la longueur des productions, correspondent en fait à deux types de bourgeons bien distincts :

— *Les dards* résultent uniquement de l'élongation des entre-nœuds préformés dans le bourgeon. Ce sont des brachyblastes. Le nombre d'entre-nœuds préformés est de 9 à 12 (ASSAF, 1966). Leur croissance cesse trois à cinq semaines après le débourrement.

— *Les rameaux*, une fois cette élongation des entre-nœuds préformés effectuée, résultent de l'initiation de nouveaux entre-nœuds par l'apex terminal et de leur allongement. Ce sont des mésoblastes. Leur allongement peut se poursuivre quatre à cinq mois après le débourrement.

Quant aux brindilles, elles peuvent correspondre lorsqu'elles sont courtes à un allongement important des entre-nœuds préformés et lorsqu'elles sont longues à une formation de courte durée de nouveaux entre-nœuds à partir de l'apex.

Les traitements ont été appliqués au moment où cessait l'allongement des brachyblastes les plus faibles et environ une à deux semaines avant le début de l'induction florale sur les apex de ces mêmes brachyblastes.

Les bourgeons étiquetés ont fait l'objet individuellement, en juillet 1969 de diverses observations :

— nombre de feuilles,
— longueur des limbes afin de procéder à *l'estimation de la surface foliaire totale de la rosette de feuilles*, ceci exclusivement sur les dards.

Pendant l'hiver, la mensuration de la longueur des bourgeons a été effectuée afin de les affecter à l'une des quatre classes mentionnées ci-dessus.

Enfin à la floraison (3e semaine d'avril 1970) a été déterminé le taux d'induction florale sur les bourgeons repérés.

Ayant en effet montré au cours d'un travail précédent (J. HUET, 1966), l'excellente relation qui existe entre la surface foliaire totale de la rosette de feuilles d'un dard et la probabilité pour l'apex terminal de ce même dard de subir l'induction florale, nous avons procédé à une estimation de cette surface foliaire. Pour chaque traitement et le témoin, des mesures faites sur un échantillon de 100 feuilles ont permis de calculer l'équation de la droite de régression rendant compte de la relation liant la surface d'une feuille à la longueur du limbe. Disposant de toutes les longueurs des limbes foliaires des dards, il était alors facile d'estimer la surface foliaire de la rosette de feuilles de chaque dard.

Les résultats obtenus ont été analysés par les techniques statistiques classiques : analyse de variance et régression pour les variables mesurables, critère 2 $\hat{I}$ pour la comparaison des distributions de fréquence. Sauf dans quelques cas particuliers indiqués lors de la présentation, les seuils de signification adoptés ont été respectivement de 5 p. 100 pour l'analyse de variance et de 1 p. 100 pour le critère 2 $\hat{I}$.

Dans les tableaux de présentation des résultats les moyennes qui ne diffèrent pas significativement de la moyenne générale sont réunies par un trait.

III. — RÉSULTATS

A. — *Effets des produits sur l'allongement des bourgeons*

Une bonne appréciation de cet effet peut être obtenue en comparant les distributions des fréquences des bourgeons observés dans les quatre classes établies à la distribution enregistrée sur les branches témoins. Ces distributions sont présentées dans le tableau 1. Les différences entre les distributions observées sur les charpentières traitées et sur les témoins sont significatives.

TABLEAU 1

Distribution des différentes productions suivant les traitements
(différences avec le témoin)

Traitement	Productions courtes		Productions longues	
	Dards	Dards longs	Brindilles	Rameaux
Témoin	180	242	31	84
GA_3	— 20	— 51	+ 12	+ 59
TIBA	0	— 48	+ 31	+ 17
B 9	0	— 36	+ 54	— 18
CCC	+ 7	— 1	+ 38	— 44
Éthrel	+ 6	— 42	+ 53	— 17

Les valeurs de ce tableau ont été obtenues en calculant la distribution caractéristique de chaque traitement pour un effectif total identique à celui du témoin (537 productions), puis, pour chaque classe de productions, en exprimant la différence d'effectif par rapport au témoin.

GA_3 a stimulé la croissance de toutes les productions, diminuant la fréquence des dards au profit des deux classes de productions longues.

Le TIBA a également une action de stimulation de la croissance, mais qui ne s'exerce pas sur les dards et moins qu'avec GA_3 sur les productions longues, comme le montre la plus faible augmentation de la proportion des rameaux.

B 9 et Éthrel ont un comportement assez semblable. Ils ralentissent la croissance des rameaux, mais provoquent au contraire une activation de la croissance des dards longs. Ceci se traduit par une augmentation importante de la proportion des petites productions longues (brindilles).

Le CCC a une forte action inhibitrice sur la croissance des rameaux, comme le montre la diminution considérable de leur fréquence par rapport au témoin. Il n'exerce, par contre, aucun effet autre qu'aléatoire sur les productions courtes.

Nous avons en outre procédé au cours de l'hiver, sur chaque charpentière à la mensuration de toutes les productions longues (y compris celles qui n'avaient pas été repérées). Les résultats figurent au tableau 2.

TABLEAU 2

Longueur moyenne des productions longues

Traitement	Moyenne (cm)
GA_3	43,51
TIBA	41,46
Témoin	37,96
Éthrel	25,65
CCC	18,81
B 9	18,40

L'existence de différences significatives entre B 9, CCC et Éthrel d'une part, témoin d'autre part, démontre que l'action de ces « ralentisseurs » est très nette : ils ont agi en raccourcissant la longueur des pousses. Les « activateurs » GA_3 et TIBA ont, par contre, augmenté leur croissance ; cependant les différences par rapport au témoin ne sont pas statistiquement significatives.

La modification de la croissance du bourgeon peut résulter de trois réponses bien différentes aux traitements :

— allongement plus ou moins important des entre-nœuds préformés,
— initiation de nouveaux entre-nœuds par l'apex à un rythme plus ou moins rapide (plastochrone),
— date d'arrêt du fonctionnement de cet apex.

Nous avons tenté, indirectement, de préciser l'importance respective des deux premiers effets.

L'enregistrement du nombre de feuilles donne une estimation imparfaite mais valable du nombre d'entre-nœuds.

L'analyse a montré qu'il n'y avait pas de différence significative entre les traitements dans le nombre de feuilles par dard (moyenne générale : 4,6 feuilles) et par dard long (moyenne générale : 7,2 feuilles). Par contre, des différences existent parmi les productions longues. Elles sont illustrées par le tableau 3 ; les résultats concernent l'ensemble des productions longues (brindilles et rameaux) et sont exprimés sous forme de moyennes pondérées en fonction du nombre de productions ayant un nombre de feuilles déterminé.

TABLEAU 3

Nombre moyen de feuilles par production longue

Traitement	Moyenne
GA_3	28,42
TIBA	22,00
Témoin	14,98
B 9	14,15
Éthrel	12,17
CCC	8,05

Seuls le « ralentisseur » CCC et l' « activateur » GA_3 diffèrent significativement du témoin ; le premier a ralenti l'activité de l'apex, par contre, le deuxième l'a activée. Bien que la signification statistique des résultats soit peu élevée, on peut noter que le B 9 et l'Éthrel ont diminué le nombre de feuilles (activité plus réduite de l'apex), alors que le TIBA l'a augmenté.

La comparaison des résultats fournis par les tableaux 2 et 3 pose la question de savoir si les différences enregistrées dans le nombre moyen de feuilles par production longue et la longueur moyenne des productions longues traduisent des différences dans le nombre d'entre-nœuds formés, des différences dans l'élongation de ces entre-nœuds, ou encore l'action conjuguée de ces deux phénomènes. L'étude de la relation nombre de feuilles-longueur des pousses en fonction du traitement appliqué doit permettre un choix entre ces trois hypothèses.

Il existe évidemment une relation de proportionnalité directe entre la longueur des pousses et le nombre de feuilles, mais elle varie avec le traitement considéré.

Les conséquences de l'existence de relations et de valeurs moyennes différant suivant le traitement considéré sont bien illustrées si l'on examine la longueur moyenne des pousses ayant un nombre de feuilles donné (20 feuilles) ou le nombre moyen de feuilles des pousses d'une longueur donnée (30 cm) (tabl. 4).

A nombre de feuilles égal, les rameaux traités au TIBA sont presque deux fois plus longs que ceux ayant reçu du B 9. De même, à longueur égale, les rameaux traités au B 9 ont 50 p. 100 de feuilles de plus que ceux traités au TIBA. Donc, certains des traitements appliqués ont modifié l'élongation des entre-nœuds.

L'inhibition entraînée par le CCC et le B 9 est très significative. Par contre, l'Éthrel ne diffère pas du témoin et peut donc être considéré comme sans effet sur l'élongation des entre-nœuds. Enfin, GA_3 et TIBA diffèrent peu du témoin, mais ont cependant une légère action stimulante.

Donc, GA_3 et TIBA exercent une forte stimulation de l'activité apicale (tabl. 3), *et accroissent légèrement l'élongation des entre-nœuds ; l'Éthrel inhibe l'activité de l'apex, mais est sans effet sur les entre-nœuds ; B 9 et CCC ralentissent à la fois l'activité apicale et l'élongation des entre-nœuds.*

TABLEAU 4

Longueur moyenne des pousses pour un même nombre de feuilles (20) *et nombre moyen de feuilles pour une même longueur des pousses* (30 cm)

Traitement	Longueur moyenne des pousses	Traitement	Nombre moyen de feuilles
TIBA	47	TIBA	15
GA_3	43	GA_3	16
Témoin	41	Témoin	17
Éthrel	40	Éthrel	18
CCC	28	CCC	21
B 9	27	B 9	22

Il faut cependant souligner que la technique d'observation utilisée ne permet pas de distinguer les effets imputables à une modification du plastochrone de ceux imputables à un arrêt plus ou moins précoce de l'activité apicale.

B. — *Effets des produits sur l'induction florale*

L'action sur l'induction florale des différentes substances appliquées a d'abord été déterminée au niveau des seules productions courtes, les dards (courts ou longs). Le taux d'induction florale est déterminé par le rapport :

$$\frac{\text{Nombre de productions dont l'apex est à fleur}}{\text{Nombre total de productions courtes}}$$

En effet, sur ces productions (dards et dards longs) seul l'œil terminal évolue normalement, les yeux axillaires situés à l'aisselle des feuilles demeurant latents.

Le tableau 5 présente les moyennes par traitement.

TABLEAU 5

Taux d'induction florale au niveau des productions courtes

Traitement	Moyenne
CCC	93,17
B 9	92,49
Éthrel	88,85
Témoin	82,68
TIBA	82,34
GA_3	70,66

Les traitements B 9, CCC et GA_3 diffèrent significativement du témoin. B 9 et CCC augmentent l'induction florale, alors que GA_3 la diminue. L'Éthrel et le TIBA ne diffèrent pas significativement du témoin. Il faut cependant noter que l'induction florale sur les charpentières traitées à l'Éthrel est supérieure à celle du témoin, alors qu'elle est inférieure avec le TIBA. Mais, comme nous l'avons mentionné plus haut, les comparaisons des taux d'induction florale sur ces brachyblastes doivent être faites à surfaces foliaires de la rosette égales.

L'analyse des observations effectuées sur les feuilles a conduit aux résultats suivants :

1° La relation étroite et linéaire entre la longueur du limbe et la surface foliaire varie avec les traitements, traduisant un effet modificateur des substances sur les relations d'allométrie. Toutefois ces différences sont faibles et il n'en sera pas fait davantage mention dans cette mise au point.

2° Aucune différence significative n'est apparue entre les nombres de feuilles des dards ayant reçu les différents traitements, comme nous l'avons déjà signalé.

3° La surface moyenne d'une feuille est liée au nombre de feuilles portées par le dard par une relation de proportionnalité directe, avec des différences selon les traitements.

Pour des dards de 5 feuilles les surfaces moyennes des feuilles sont les suivantes :

CCC	1 291 mm²
B 9	1 256 mm²
TIBA	1 187 mm²
Témoin	1 178 mm²
GA_3	1 177 mm²
Éthrel	1 157 mm²

Pour les dards longs (portant en moyenne 7 feuilles) la relation de proportionnalité surface moyenne d'une feuille/nombre de feuilles du dard, n'existe que pour le témoin et les traitements TIBA et Éthrel. La plus grande hétérogénéité présentée par les dards longs peut expliquer l'absence de signification de cette relation.

4° Les petites différences enregistrées dans les surfaces moyennes des feuilles n'ont pas entraîné de différences significatives dans les surfaces foliaires moyennes des rosettes de feuilles. Seul le TIBA, dans le cas des dards longs a significativement diminué la surface foliaire moyenne des rosettes.

Il est possible maintenant de présenter *la relation entre la surface foliaire et l'induction florale.*

Il est nécessaire d'analyser séparément les résultats obtenus au niveau des dards et des dards longs. En effet, la surface foliaire moyenne des dards longs est près du double de celle des dards, donc ceux-ci ont une moindre probabilité de subir l'induction florale. Ceci est confirmé par le fait que tous les dards longs des charpentières témoins sont à fleurs, alors que le taux correspondant sur les dards est de 75 p. 100 seulement.

— *Dards.*

Il existe une relation de proportionnalité directe entre surface foliaire de la rosette et taux d'induction florale pour chaque traitement ; cette relation n'est pas

linéaire (fig. 1). La signification statistique de la relation est toujours très élevée ; le moins bon ajustement fournit un F calculé de 43,57 alors que le F tabulaire (seuil de signification 1 p. 100, 6 degrés de liberté) est de 13,74.

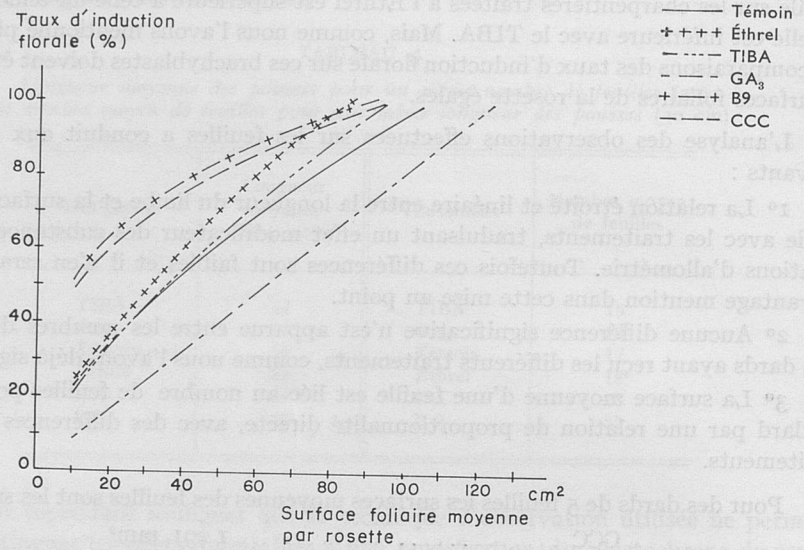


FIG. 1. — *Relation surface foliaire-induction florale sur dards*

La relation n'est pas la même suivant les traitements : *B 9 et CCC ont un comportement analogue, ils exercent tous deux un effet inducteur statistiquement significatif par rapport au témoin ; Éthrel et TIBA ne diffèrent pas du témoin, mais il faut remarquer que la relation caractérisant l'Éthrel est cependant toujours située au-dessus des deux autres, ce qui traduit un léger effet stimulant. Enfin, GA_3 a significativement inhibé l'induction florale.*

TABLEAU 6

Taux d'induction florale sur dards ayant une même surface foliaire (60 cm²)

Traitement	Taux d'induction florale (%)
B 9	89
CCC	86
Éthrel	80
TIBA	73
Témoin	70
GA_3	48

Ces résultats sont illustrés par les taux d'induction florale obtenus avec des dards de même surface foliaire (60 cm², ce qui est très proche de la surface foliaire moyenne des dards) ayant reçu les différents traitements (tabl. 6). Alors que GA_3 donne un taux d'induction de 48 p. 100, le B 9 atteint 89 p. 100, soit une variation presque du simple au double pour les différentes substances appliquées.

A l'exception de GA_3, aucun des produits n'avait modifié la proportion de dards par rapport au témoin, les résultats enregistrés ne sont donc pas la conséquence d'une modification de leur croissance. Par contre, GA_3 a stimulé la croissance d'un certain nombre de dards (tabl. 1) ; comme ils ont alors été transformés soit en dards longs, soit en productions longues, la plus grande surface foliaire des dards traités par GA_3 est ainsi limitée à 100 cm^2 (fig. 1).

— *Dards longs.*

Il n'y a pas de relation surface foliaire de la rosette-induction florale pour B 9, CCC et témoin : tous les dards longs correspondants ont subi l'induction florale.

Avec les trois autres traitements, TIBA, GA_3 et Éthrel, une relation a pu être mise en évidence pour chacun (fig. 2).

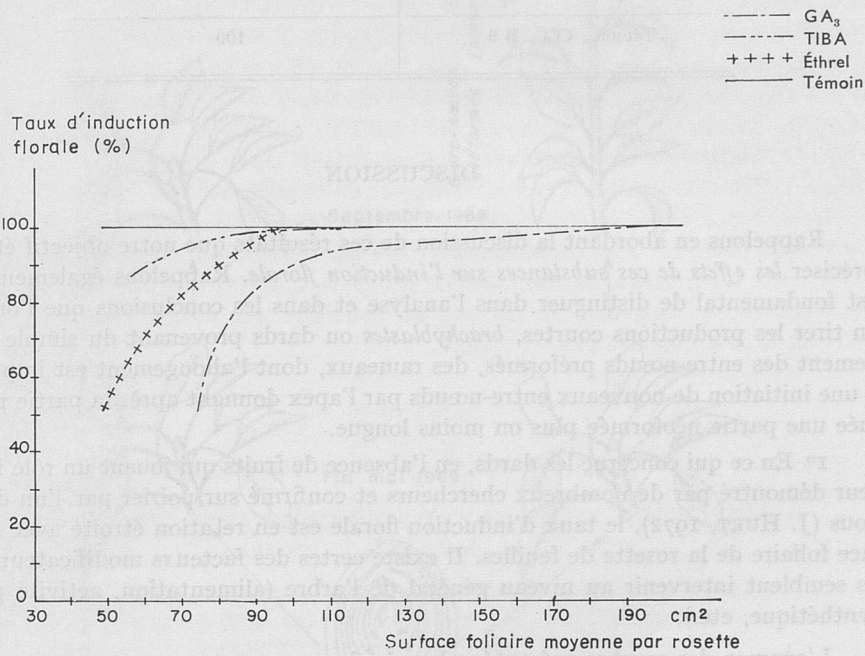


FIG. 2. — *Relation surface foliaire-induction florale sur dards longs*

La comparaison des courbes représentant la relation caractéristique de chaque traitement montre qu'elles sont parallèles dans le cas de GA_3 et Éthrel ; celle du TIBA diffère des deux autres.

Le TIBA, l'Éthrel et GA_3 exercent donc une influence dépressive sur l'induction florale des dards longs, particulièrement intense dans le cas de GA_3. Ces résultats sont encore mieux illustrés par les différences enregistrées entre les taux d'induction pour une surface foliaire donnée (tabl. 7).

Il faut remarquer que les trois produits exerçant une action inhibitrice sur la mise à fleurs des dards longs ont également diminué leur proportion (tabl. 1). L'effet de ces produits sur l'induction florale est donc sous-estimé par la simple considéra-

tion des dards longs : ils diminuent l'induction à ce niveau pour un certain nombre d'entre eux, et en transforment un certain nombre d'autres en productions longues, dont les apex ont moins de chances de subir la différenciation florale.

TABLEAU 7

Taux d'induction florale sur dards longs ayant une même surface foliaire (80 cm²)

Traitement	Taux d'induction florale (%)
TIBA	97
Éthrel	88
GA_3	67
Témoin, CCC, B 9	100

DISCUSSION

Rappelons en abordant la discussion de ces résultats que notre objectif était de préciser *les effets de ces substances sur l'induction florale*. Rappelons également qu'il est fondamental de distinguer dans l'analyse et dans les conclusions que l'on peut en tirer les productions courtes, *brachyblastes* ou dards provenant du simple allongement des entre-nœuds préformés, des rameaux, dont l'allongement est imputable à une initiation de nouveaux entre-nœuds par l'apex donnant après la partie préformée une partie néoformée plus ou moins longue.

1° En ce qui concerne les dards, en l'absence de fruits qui jouent un rôle inhibiteur démontré par de nombreux chercheurs et confirmé sur poirier par l'un d'entre nous (J. HUET, 1972), le taux d'induction florale est en relation étroite avec la surface foliaire de la rosette de feuilles. Il existe certes des facteurs modificateurs mais ils semblent intervenir au niveau général de l'arbre (alimentation, activité photosynthétique, etc.).

L'examen des courbes présentées dans la figure 1 :

— confirme la relation surface foliaire-taux d'induction florale (courbe témoin),

— tend à montrer qu'il y a bien un effet direct des substances sur l'induction florale, c'est-à-dire un effet autre que celui qui pourrait être enregistré sur la croissance du bourgeon ou la surface foliaire. Les ralentisseurs CCC et B 9 ont une action activatrice nette et très comparable. L'acide gibbérellique a une action inhibitrice également très nette. L'Éthrel et le TIBA ne donnent pas des résultats significativement différents de ceux enregistrés sur les branches témoins. (Sur les dards longs, l'Éthrel aurait peut-être un rôle légèrement inhibiteur.)

L'examen de ces courbes montre également que les effets inhibiteurs, comme celui de l'acide gibbérellique, diminuent rapidement avec l'accroissement de la surface foliaire et lorsque celle-ci dépasse 100 cm² (soit environ 8 feuilles), l'inhibition devient

faible. Il semble bien que les feuilles dont le rôle stimulateur a été souligné à plusieurs reprises dans cette mise au point, parviennent, à partir d'une certaine surface, à compenser par des substances à action « positive », les effets « négatifs » de l'acide gibbérellique permettant alors l'élaboration d'un stimulus floral comparable à celui qui est élaboré sur les branches témoins.

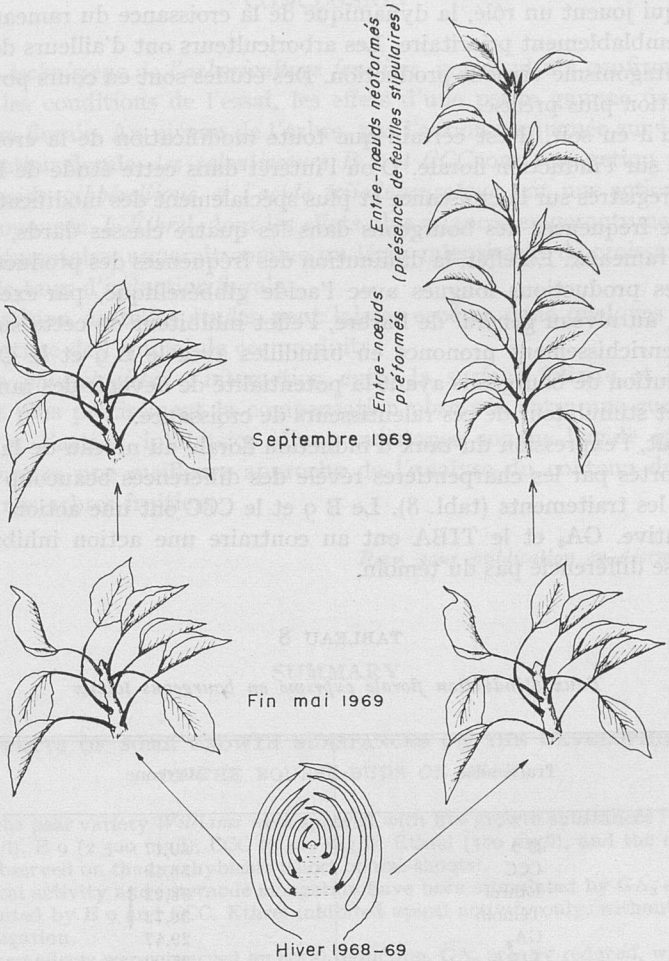


FIG. 3.

A notre connaissance, l'effet direct de ces substances sur l'induction florale n'avait pas été vraiment démontré à ce jour. Les résultats publiés sur ce sujet n'ont jamais été obtenus après une analyse d'observations effectuées sur des bourgeons individuels mais sur des populations hétérogènes de rameaux au niveau de branches ou d'arbres entiers. Il était alors bien difficile de faire la part des effets directs et indirects (modification de la croissance, modification de la surface foliaire).

2° Les dards ne sont pas les seuls organes de l'arbre à assurer la fructification

chez le poirier. On trouve des boutons floraux à forte potentialité de production à l'extrémité de brindilles (elles sont dites alors « couronnées ») ou en position axillaire sur des rameaux de l'année (moindres chances de fructification). Cette étude n'a pas pris en compte l'induction florale sur ces rameaux. Nos connaissances en ce domaine sont encore trop insuffisantes en effet pour prétendre analyser les effets de substances sur la formation des boutons floraux chez ce type de bourgeons. Outre les feuilles qui jouent un rôle, la dynamique de la croissance du rameau a une incidence vraisemblablement prioritaire. Les arboriculteurs ont d'ailleurs de tout temps parlé de l'antagonisme vigueur-production. Des études sont en cours pour en donner une formulation plus précise.

Quoi qu'il en soit, il est certain que toute modification de la croissance a une répercussion sur l'induction florale. D'où l'intérêt dans cette étude de l'observation des effets enregistrés sur la croissance et plus spécialement des modifications des distributions de fréquences des bourgeons dans les quatre classes dards, dards longs, brindilles et rameaux. En effet, la diminution des fréquences des productions courtes au profit des productions longues avec l'acide gibbérellique, par exemple, ne fait qu'accroître, au niveau général de l'arbre, l'effet inhibiteur de cette substance. Au contraire, l'enrichissement prononcé en brindilles avec le B 9 et le CCC, qui ont stoppé l'évolution de bourgeons ayant la potentialité de devenir des rameaux longs, a accru l'effet stimulateur de ces ralentisseurs de croissance.

De ce fait, l'expression du taux d'induction florale au niveau de la totalité des bourgeons portés par les charpentières révèle des différences beaucoup plus importantes entre les traitements (tabl. 8). Le B 9 et le CCC ont une action stimulatrice très significative. GA_3 et le TIBA ont au contraire une action inhibitrice nette. L'Éthrel ne se différencie pas du témoin.

TABLEAU 8

Taux d'induction florale exprimé en bourgeons totaux

Traitement	Moyenne
B 9	60,17
CCC	56,19
Éthrel	38,22
Témoin	36,72
GA_3	29,47
TIBA	25,99

L'analyse des effets sur la croissance des rameaux que nous avons tentée dans cette étude en distinguant l'allongement des entre-nœuds et le rythme d'initiation de ces entre-nœuds demeure très grossière du fait de la « photographie » unique des rameaux en fin de saison et non d'un « film » rendant compte de leur évolution depuis le débourrement. Aussi n'en sera-t-il pas fait davantage état dans cette discussion. Enfin, il reste à faire une critique à ce travail : chaque substance n'a été apportée qu'à une seule date et à une seule dose. Notre propos était d'obtenir une

première série d'informations en utilisant une méthodologie expérimentale qui a fait maintenant ses preuves. Il est bien évident que des essais complémentaires sont à envisager. Certains sont déjà en cours de réalisation.

CONCLUSION

Pour les techniciens de l'arboriculture fruitière, ces résultats confirment ou précisent, dans les conditions de l'essai, les effets d'une petite gamme de substances sur l'induction florale. Au niveau de l'arbre, par l'action conjuguée sur la croissance et sur l'induction florale, *les ralentisseurs B 9 et CCC* ont une action stimulatrice certaine. *L'acide gibbérellique et l'acide triiodobenzoïque* ont une action inhibitrice tout aussi prononcée. *L'Éthrel,* dont les effets plus nuancés exigeront une expérimentation complémentaire, apparaît comme un léger ralentisseur de croissance mais ne modifie pas le taux d'induction florale.

La répartition de telles études peut laisser espérer dans quelques années une meilleure maîtrise de l'emploi de ces produits.

Pour les physiologistes, l'interaction entre la surface foliaire et les produits appliqués, et plus précisément la compensation observée entre une surface foliaire importance et l'action inhibitrice d'une substance comme l'acide gibbérellique, devrait permettre une meilleure approche de l'analyse du contenu du « stimulus floral » chez nos arbres fruitiers.

Reçu pour publication en décembre 1971.

SUMMARY

EFFECTS OF SOME GROWTH SUBSTANCES ON THE DEVELOPMENT OF THE BOURSE-BUDS ON PEAR

Trees of the pear variety *Williams* were sprayed with five growth substances : GA_3 (50 mg/l), TIBA (50 mg/l), B 9 (2 500 mg/l), CCC (2 500 mg/l), Ethrel (500 mg/l), and the effects of these sprays were observed on the brachyblasts (short bourse-shoots).

Both apical activity and internode elongation have been stimulated by GA_3 and TIBA, but strongly inhibited by B 9 and CCC. Ethrel inhibited apical activity only, without any effect on internode elongation.

Very strong effects were observed on floral induction. GA_3 greatly reduced, whereas B 9 and CCC greatly enhanced floral initiation. TIBA and Ethrel did not significantly differ from the control. These effects were recorded for similar « total leaf area per apex » and, after removal of the flowers, just before spraying.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ASSAF R. M., 1966. *Étude sur la croissance des rameaux de diverses espèces fruitières.* Thèse Docteur-Ingénieur, Toulouse, 1965, n° 12.

BATJER L. P., WILLIAMS M. H., MARTIN G. O., 1964. Effects of N-dimethyl-amino succinamic acid

(B-Nine) on vegetative and fruit characteristics of apples, pears, and sweet cherries. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **85**, 11-16.

BRIAN C., 1970. Étude des effets de deux ralentisseurs de croissance, B 9 et CCC, sur la croissance et la fructification de poiriers *Williams*. *Ann. Amélior. Plantes*, **20** (3), 319-335.

BUKOVAC M. J., 1964. Wide angle crotches are essential for structural strength in apple trees. *Ann. Rep. Mich. State Hort. Soc.*, **93**, 63-67.

CLYJSTERS H., PORREYE W., 1970. L'Éthrel en culture fruitière. *Le fruit belge*, **345**, 175-180.

COOKE A. R., RANDALL D. I., 1968. 2-Haloethane phosphonic acids as ethylene releasing agents for the induction of flowering in pineapples. *Nature*, **218**, p. 974.

DENNIS F., NITSCH J., 1966. Identification of gibberellins A_4 and A_7 in immature apple seeds. *Nature*, **211**, 781-782.

DENNIS D. T., UPPER C. D., WEST Ch., 1965. An enzymic site of inhibition of gibberellic biosynthese by Amo 1618 and other plant growth retardant. *Plant. Physiol.*, **40**, 948-952.

EDGERTON L. J., GREENHALGH W. J., 1969. Regulation of flowering and fruit abscission with 2-chloroethane phosphonic acid. *J. amer. Soc. hort. Sci.*, **94** (1), 11-12.

EDGERTON L. J., HOFFMAN M. B., FORSHEY D. G., 1964. The effects of some growth regulators on flowering and fruit set of apple trees. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **84**, 1-6.

EDGERTON L. J., HOFFMAN M. B., 1965. Some physiological responses of apple to N-dimethyl-amino-succinamic acid an other growth regulators. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **86**, 28-36.

GREENHALGH W. J., 1965 Alternate cropping of the *Delicious* apples : the effect of 2, 3, 5-triiodobenzoic acid spray on blossom bud initiation in the on-year. *Aus. Jour. exp. agric. anim. Husb.*, **5**, 482-486.

GRIGGS W. H., IWAKIRI B. T., BETHELL R.S., 1965. B-Nine fall spray delays bloom and increases set on *Bartlett* pear. *Calif. Agric.*, **19**, 9-10.

GRIGGS W. H., IWAKIRI B. T., 1968. Effect of succinic acid 2-2-dimethyl hydrazide, spray used to control growth in *Bartlett* pears trees planted in hedgerows. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **92**, 1155-166.

GRIGGS W. H., MARTIN G. C., IWAKIRI B. T., 1970 The effect of seedless versus seeded fruit development on flower but formation in pear. *J. amer. Soc. hort. Sc.*, **95**, 243-248.

HARADA H., LANG A., 1965. Effects of some (2-chloroethyl) trimethylammonium chloride analogs and other growth retardants on gibberellin biosynthesis in *Fusarium moniliforme*. *Plant. Physiol.*, **40**, 176-183.

HAYASHI F., NAITO M., BUKOVAC M. J., SELL H., 1968. Occurrence of gibberellin A_3 in parthenocarpic apple fruit. *Plant. Physiol.*, **43**, 448-450.

HUET J., 1965. Les facteurs de l'Induction florale. Les principales techniques à mettre en œuvre pour régulariser les productions annuelles. *96e Congr. Soc. Pomol. France, Paris*, 1965, pp. 37-46.

HUET J., 1966. The effect of leaf area and fruit on floral induction on Spurs of the pear variety, *Bartlett*. *17e Cong. intern. Hort.* Washington, 1966) Vol. 1 Résumé nº 42.

HUET J., 1972. Étude des effets des feuilles et des fruits sur l'induction florale des Brachyblastes du poirier. *Physiol. végét.*,(sous presse).

LUCKWILL L. C., 1964. Physiology of fruit plants. *Long Ashton Res. Stat. Rep.*, **1963**, p. 15.

LUCKWILL L. C., CHILD R. D., 1968. Induction of fruit drop. *Long Ashton Res. Stat. Rep.*, **1967**, p. 20.

LUCKWILL L. C., WEAVER F., MAC MILLAN J., 1969. Gibberellins and other growth hormones in apple seeds. *J. hort. Sci.*, **44**, 413-424.

MARCELLE R., 1965. Effets principaux de deux freinants de la croissance, le CCC et l'hydrazide maléique, sur de jeunes pommiers en pépinières (variétés *Tydeman's early Worcester*). *Le Fruit belge*, **33**, 4-11.

MARCELLE R., 1966. Quelques résultats obtenus par l'application de CCC, B 9 et hydrazide maléique sur jeunes arbres en pépinière. *Le Fruit belge*, **297**, 177-180.

MODLIBOWSKA L., 1961. Stimulation of fruit development in frost damaged pears. *Annu. Rep. East Malling Res. Stat.*, **1960**, 46-48.

MODLIBOWSKA I., 1965. Effects of (2-chloroethyl) trimethylammonium chloride and gibberellic acid on growth, fruit bud formation and frost resistance. *Nature*, **208**, 502-504.

MODLIBOWSKA I., 1966. Inducing precocious cropping on young *Dr. Jules Guyot* pear trees with gibberellie acid. *J. hort. Sci.*, **41**, 137-144.

VARGA A., 1964. L'application de la gibbérelline à la fructification. *Meded. Dir. Tuinb.*, **332**.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (1), 39-59.

INCIDENCE DE SÉQUENCES DE HAUTES ET BASSES TEMPÉRATURES SUR LA DIFFÉRENCIATION DES BOURGEONS, L'ENRACINEMENT ET LA BULBIFICATION CHEZ LA TULIPE

M. LE NARD

Station d'Amélioration de la Pomme de terre et des Plantes à Bulbes, I. N. R. A., 29 N - Landerneau

---

RÉSUMÉ

Des bulbes de Tulipe, des variétés *Olaf*, *Paul Richter* et *Halcro*, ont été récoltés à trois dates différentes au cours de leur croissance avant la maturité de la plante-mère. Ils ont été exposés dès leur récolte à diverses séquences de températures hautes (30°C), moyennes (15°, 20°C) et basses (2°, 3°C).

Un traitement de 1, 2 ou 3 semaines à 30°C accélère la différenciation du bourgeon floral quand le bulbe est ultérieurement placé dans des conditions favorables (20°C) à la réalisation de cette différenciation (cf. tabl. 1). Le traitement à 30°C permet aussi un enracinement plus précoce des bulbes quand ils sont ensuite plantés à 15°C (cf. fig. 1).

Des températures basses appliquées à des bulbes normalement récoltés après la maturité de la plante-mère induisent chez ceux-ci la bulbification, c'est-à-dire la transformation de leurs bourgeons axillaires en bulbes-fils (Le Nard et Cohat, 1968). Les expériences relatées dans ce mémoire indiquent que des bulbes récoltés au cours de leur croissance (avant la maturité de la plante-mère), puis conservés pendant 15 semaines à 2°-3°C, ont un comportement ultérieur qui dépend de la date de leur récolte et du traitement auquel ils sont soumis avant leur passage à basse température (cf. tabl. 2, fig. 2, 3 et 4). Si le bulbe est récolté tôt et n'est pas exposé à l'action prolongée d'un traitement à température élevée (30°C), la conservation ultérieure à 2°-3°C n'induit pas la bulbification. Au fur et à mesure que le traitement à 30°C se prolonge et que l'arrachage devient tardif, la conservation à 2°-3°C entraîne la bulbification des bourgeons du bulbe. La bulbification totale, ou normale, qui se poursuit jusqu'au dessèchement complet des écailles du bulbe-mère, ne s'observe que si l'exposition préalable à température élevée a été assez longue ou si la récolte a été assez tardive. Quand ces conditions ne sont pas remplies, la bulbification s'arrête plus ou moins tôt et demeure incomplète, donnant tous les stades intermédiaires entre l'absence de bulbification et la bulbification totale (cf. tabl. 2). Tant qu'il n'a pas acquis l'aptitude à différencier des organes aériens, le bourgeon central (normalement floral) peut être affecté par une bulbification (totale ou incomplète), tout comme les bourgeons axillaires. Par la suite, la bulbification se réalise uniquement au niveau de ces derniers.

Il apparaît ainsi que l'induction de la bulbification par les basses températures ne peut se faire que chez des bulbes qui ont atteint un certain stade de « maturité physiologique ». Pour une variété donnée, ce stade est atteint d'autant plus rapidement que le bulbe est récolté tard et qu'il est exposé à l'action d'une température élevée (30°C). Dans le cycle de la Tulipe, les températures élevées permettent aux bourgeons d'acquérir plus rapidement l'aptitude à différencier

des organes. Quand cette différenciation a commencé, les températures basses sont nécessaires pour induire les processus de croissance : élongation et bulbification. Au niveau d'un bourgeon, la différenciation d'organes d'une part et la bulbification d'autre part semblent être deux phénomènes qui s'excluent mutuellement.

Mots clés : *tulipe, bulbification, température, différenciation, induction florale.*

I. — INTRODUCTION

Les travaux réalisés par Blaauw *et al.* (cités par Hartsema, 1961) ont mis en évidence qu'après sa récolte, un bulbe de Tulipe a des exigences thermiques assez strictes pour manifester une bonne croissance. Le premier phénomène observé en cours de conservation est la différenciation du bourgeon floral, qui se réalise de manière optimale à 17-20°C. Ensuite, un traitement assez prolongé à basse température est nécessaire pour que les organes aériens puissent s'allonger ultérieurement quand le bulbe est replacé dans des conditions de milieu favorables à la croissance. Une précédente étude (Le Nard et Cohat, 1968) a en outre montré qu'une conservation à basse température induit non seulement la stimulation de l'élongation ultérieure des organes aériens différenciés par le bourgeon central, mais aussi la bulbification des bourgeons axillaires, c'est-à-dire leur transformation en bulbes-fils. L'élongation ne peut cependant se faire que si au moment de l'application du froid, le bourgeon floral et aussi probablement le système radiculaire ont atteint un certain degré de différenciation. En d'autres termes, l'élongation ne peut se faire que si le bulbe possède des organes aptes à répondre à une stimulation de l'élongation. Par contre, si la conservation à basse température commence à une date où la différenciation des organes est peu avancée, ceux-ci ne manifesteront qu'une élongation limitée ou même pratiquement nulle, alors que la bulbification se réalisera dans tous les cas.

Comme pour la tubérisation de la Ficaire (Courduroux, 1966 *a*, *b*) et celle du Crosne du Japon (Lagarde, 1966), on peut distinguer dans la bulbification de la Tulipe deux processus : d'une part l'induction (acquisition de l'aptitude à bulbifier) et d'autre part l'explicitation (extériorisation du phénomène). L'induction se réalise à basse température, alors qu'une température assez élevée (15°-17°C) est favorable à une explicitation rapide de la bulbification.

Ces travaux portaient sur des bulbes récoltés à la maturité de la plante. Un certain nombre d'observations nous ont amené à penser que des bulbes pris à un stade plus jeune (c'est-à-dire au cours du grossissement) ne réagissaient pas comme les bulbes « mûrs » à l'action des températures basses et élevées. Ceci a conduit à une étude plus systématique de l'influence de la température sur un bulbe jeune afin d'essayer de compléter les travaux déjà effectués, et de déterminer le rôle de la température dans l'évolution complète du bulbe de Tulipe.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des bulbes des variétés *Paul Richter*, *Halcro* et *Olaf* ont été récoltés à 3 dates différentes au cours de leur grossissement. Les arrachages, désignés par la lettre A, ont été effectués aux dates suivantes : 1er arrachage (A_1) le 30 avril 1968 ; 2e arrachage (A_2) le 28 mai 1968 ; 3e arrachage (A_3) le 18 juin 1968. A cette dernière date, les variétés *Paul Richter* et *Olaf* ont pratiquement atteint leur maturité.

A chaque arrachage, les bulbes sont répartis en 4 lots. Trois d'entre eux sont placés dès leur récolte pendant 1, 2 et 3 semaines à 30°C, respectivement lots C_1, C_2 et C_3. Le quatrième lot est placé dans des milieux différents suivant le problème à étudier, et constitue le lot témoin (lot T). Les observations ont porté sur la différenciation florale, l'enracinement et le comportement des bulbes après une conservation à basse température.

Pour étudier la différenciation florale, après traitement à 30°C (lots C_1, C_2 et C_3) ou dès la récolte (lot T), les bulbes sont placés à 20°C. Cette étude a porté sur les variétés *Paul Richter* et *Halcro*. Seuls les bulbes du deuxième et du troisième arrachage (A_2 et A_3) ont été utilisés, car lors du premier arrachage beaucoup de bulbes étaient de petite taille. L'évolution de la différenciation florale a été contrôlée par des dissections bi-hebdomadaires de 5 bulbes par lot, et observation du bourgeon floral à la loupe binoculaire.

Pour étudier l'enracinement, après traitement à 30°C (lots C_1, C_2 et C_3) ou dès la récolte (lot T), les bulbes sont mis en vermiculite humide à 15°C. Seuls les bulbes du deuxième et du troisième arrachage (A_2 et A_3) des variétés *Paul Richter* et *Halcro* ont été utilisés. Il y avait 40 bulbes par lot. L'évolution de l'enracinement (nombre de bulbes enracinés) a été contrôlée toutes les semaines.

Le comportement des bulbes après une conservation à basse température a été étudié en faisant subir aux bulbes, après un traitement à 30°C (lots C_1, C_2 et C_3) ou dès la récolte (lot T), une conservation de 15 semaines à 2-3°C. A l'issue de celle-ci les bulbes sont plantés en vermiculite humide à 14-16°C. L'étude a été faite avec des bulbes des trois arrachages et des 3 variétés (tous les bulbes, sauf ceux des lots A_1 de la variété *Halcro* ont une taille suffisante pour différencier une fleur). Le critère retenu pour savoir si le bulbe a ou n'a pas réagi à l'action de la basse température est la présence ou l'absence de bulbification (Le Nard et Cohat, 1968). La seule observation du bourgeon axillaire le plus externe (caïeu externe) permet déjà de savoir si la bulbification s'est produite, car dans ce cas ce bourgeon s'arrondit très nettement. Cependant son comportement est généralement différent de celui des autres bourgeons axillaires : il possède souvent son propre système radiculaire et peut parfois différencier des feuilles et une fleur. C'est pourquoi l'étude de la bulbification a été faite en ne tenant compte que des autres bourgeons. A cet effet, 50 bulbes par lot ont été décortiqués.

III. — RÉSULTATS

A. — *Influence de la température élevée sur la précocité de la différenciation florale et la précocité d'enracinement*

Dans le tableau 1 sont portées les dates auxquelles une différenciation florale complète (stade G ; Beijer, 1942) a été observée dans les lots examinés. La figure 1 représente l'évolution de l'enracinement.

La première constatation est que, quel que soit le traitement appliqué, la différenciation florale et l'enracinement se font d'autant plus rapidement que l'arrachage est tardif, c'est-à-dire que les bulbes sont proches de leur maturité.

Le traitement à 30°C permet d'atteindre le stade G plus tôt, mais les écarts ne sont pas très grands quand on prend la date de récolte des bulbes comme origine. Les travaux de Blaauw *et al.* (cités par Hartsema, 1961) ont montré que la diffé-

renciation du bourgeon floral est très ralentie à 30°C, alors qu'elle se fait très activement à 20°C. Il paraît donc intéressant de considérer la durée de la différenciation du bourgeon floral des lots C après la fin du traitement à 30°C, c'est-à-dire à partir de la mise à 20°C. Dans ce cas, les résultats donnés dans le tableau 1 montrent que la différenciation florale se réalise d'autant plus rapidement que le traitement à 30°C est prolongé de 1 à 3 semaines. Cette accélération de la différenciation florale s'accompagne d'un début d'enracinement plus précoce (fig. 1). Mais par la suite, la vitesse d'enracinement (mesurée par le temps nécessaire pour atteindre le stade 100 p. 100 d'enracinement dans les lots d'un même arrachage et pour une variété donnée) est sensiblement la même.

Le traitement à 30°C permet donc aux bulbes de réaliser plus rapidement leur différenciation florale et de s'enraciner plus tôt, mais par la suite les vitesses de croissance de ces organes, après leur formation, dépendent uniquement de la température du milieu où ils vont croître.

TABLEAU 1

Réalisation de la différenciation florale à 20°C, en fonction de la date d'arrachage et d'un passage plus ou moins prolongé à 30°C

Stade G : différenciation florale complète, cf. BEIJER (1942)
T, C_1 C_2 et C_3 : respectivement 0, 1, 2 et 3 semaines à 30°C

Variété		Traitement							
		A_2 : Arrachage du 28-5-68				A_3 : Arrachage du 18-6-68			
		T	C_1	C_2	C_3	T	C_1	C_2	C_3
Paul Richter	Date Stade G	6-8	2-8	26-7	23-7	6-8	26-7	26-7	2-8
	Nbre jours après récolte	70	63	59	56	49	38	38	45
	Nbre jours à 20°C	70	59	45	35	49	31	24	24
Halcro	Date Stade G	16-8	6-8	2-8	26-7	20-8	6-8	2-8	6-8
	Nbre jours après récolte	80	70	66	59	62	49	45	49
	Nbre jours à 20°C	80	63	52	38	62	42	31	28

Le traitement à 30°C a pour conséquence d'accélérer la différenciation florale quand le bulbe est placé dans des conditions favorables à l'explicitation de celle-ci (20°C). Mais quand ces conditions sont données trop tardivement, à la suite d'une exposition prolongée à 30°C, en particulier chez les bulbes proches de leur maturité,

la différenciation florale n'est pas plus précoce que chez des bulbes conservés à 30°C pendant moins longtemps (cf. lots C_1, C_2 et C_3 du 3e arrachage ; tableau 1). Dans ce cas les lots conservés pendant 3 semaines à 30°C présentent une différenciation florale qui est aussi tardive ou même plus tardive que celle des lots conservés pendant 1 ou 2 semaines à 30°C. L'accélération due à la prolongation du traitement à 30°C ne permet pas de compenser le retard provenant d'une mise plus tardive à 20°C (explicitation qui commence plus tard dans les lots C_3).

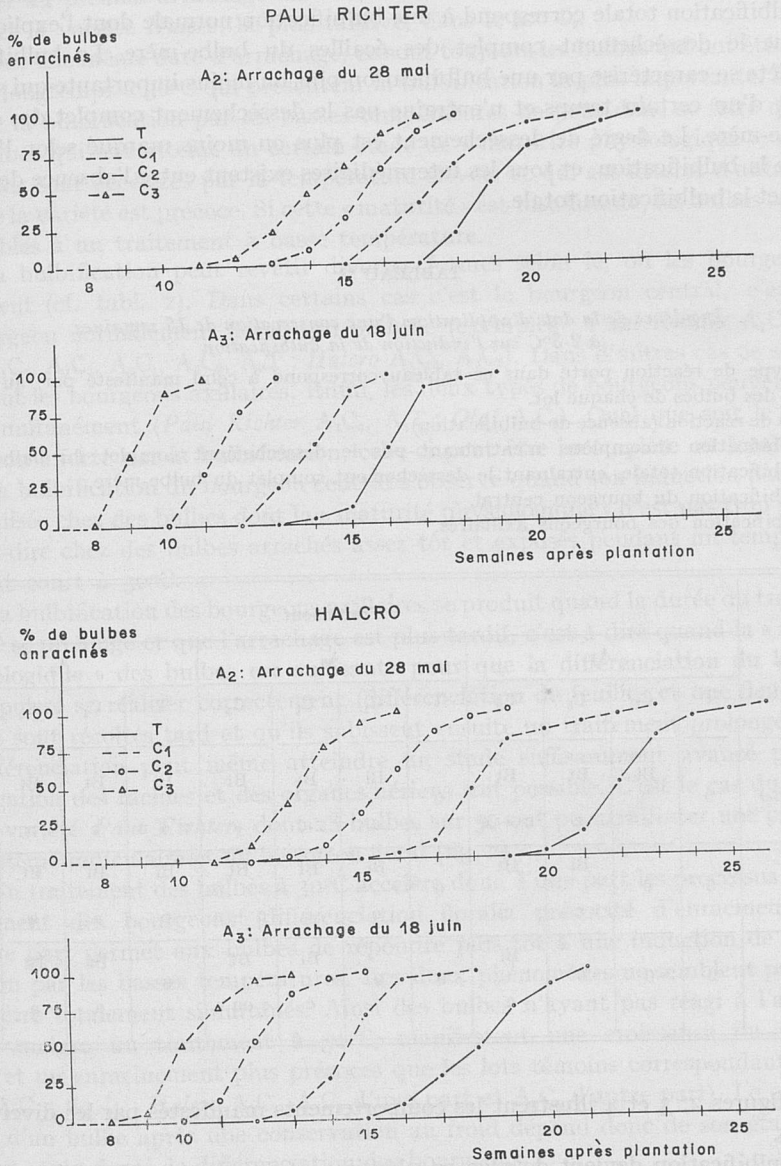


FIG. 1. — *Évolution de l'enracinement des bulbes plantés à 15°C, après ou sans traitement préalable à 30°C* (T, C_1, C_2 et C_3 : respectivement 0, 1, 2 et 3 semaines à 30°C entre la récolte et la plantation)

B. — *Incidence de la date d'application d'une conservation à basse température sur l'induction de la bulbification*

Les observations portées dans le tableau 2 indiquent les divers types de réaction manifestés par les bulbes, quant à leur bulbification, après une conservation de 15 semaines à 2-3°C suivie d'une plantation à 14-16°C.

La réaction du type O correspond à l'absence de bulbification. La réaction du type bulbification totale correspond à une bulbification normale dont l'explicitation provoque le dessèchement complet des écailles du bulbe-mère. La bulbification incomplète se caractérise par une bulbification plus ou moins importante qui s'arrête au bout d'un certain temps et n'entraîne pas le dessèchement complet des écailles du bulbe-mère. Le degré de dessèchement est plus ou moins marqué selon l'importance de la bulbification, et tous les intermédiaires existent entre l'absence de bulbification et la bulbification totale.

TABLEAU 2

Incidence de la date d'application d'une conservation de 15 semaines à 2-3°C sur l'induction de la bulbification

Le type de réaction porté dans ce tableau correspond à celui manifesté par, au moins, 50 p. 100 des bulbes de chaque lot.
O = Pas de réaction (absence de bulbification).
Bi = Bulbification incomplète, n'entraînant pas le dessèchement complet du bulbe-mère.
Bt = Bulbification totale, entraînant le dessèchement complet du bulbe-mère.
c = Bulbification du bourgeon central.
a = Bulbification des bourgeons axillaires.

Variété	Traitement											
	A_1				A_2				A_3			
	T	C_1	C_2	C_3	T	C_1	C_2	C_3	T	C_1	C_2	C_3
Paul Richter	0	Bi c	Bt c	Bt c + a	0	Bi a	Bt a	Bt a	Bi c + a	Bt a	Bt a	Bt a
Olaf	0	0	Bi c	Bt c	0	Bi c	Bt c	Bt c + a	Bi c	Bi a	Bt a	Bt a
Halcro	0	0	0	Bi c	0	0	Bi c	Bt c ou a	0	Bi a	Bt a	Bt a

Les figures 2, 3 et 4 illustrent les comportements manifestés par les divers lots de bulbes.

La bulbification devient de plus en plus importante à mesure que l'arrachage devient plus tardif ou que se prolonge l'exposition préalable à 30°C. L'absence de

bulbification s'observe après des arrachages précoces ou quand le traitement à 30°C a été bref. Puis les bulbes manifestent une bulbification incomplète qui progressivement va devenir totale pour toutes les variétés : au 2e arrachage après 3 semaines de traitement à 30°C et au 3e arrachage après seulement 2 semaines à 30°C.

Le processus est le même chez les trois variétés. Celles-ci diffèrent uniquement par le moment où apparaît le premier signe de bulbification et celui où la bulbification devient totale. Ainsi la variété *Paul Richter*, la plus précoce, commence à bulbifier au premier arrachage dans le lot C_1, la variété *Olaf*, moins précoce, dans le lot C_2 et la variété *Halcro*, la plus tardive, dans le lot C_3.

Pour une même date d'arrachage, ce sont toujours les bulbes qui ont été exposés le plus longtemps à 30°C qui présentent la bulbification la plus importante. L'induction de la bulbification par les basses températures ne peut donc se faire que chez des bulbes qui ont atteint un certain stade de « maturité physiologique », dont les processus sont accélérés par la température élevée, et qui est atteint d'autant plus tôt que la variété est précoce. Si cette « maturité » est insuffisante, les bulbes semblent insensibles à un traitement à basse température.

La bulbification peut revêtir diverses formes selon le, ou les bourgeons qui bulbifient (cf. tabl. 2). Dans certains cas c'est le bourgeon central, c'est-à-dire le bourgeon normalement floral, qui bulbifie (exemples : *Paul Richter* A_1C_1, A_1C_2 ; *Olaf* A_1C_2, A_1C_3, A_2C_1, A_2C_2, A_3T ; *Halcro* A_1C_3, A_2C_2). Dans d'autres cas ce sont uniquement les bourgeons axillaires. Enfin, les deux types de bourgeons peuvent bulbifier simultanément (*Paul Richter* A_1C_3, A_3T ; *Olaf* A_2C_3). Quel que soit le type de bourgeon affecté par la bulbification, celle-ci peut être incomplète ou totale.

La bulbification du bourgeon central s'observe quand son induction par le froid est réalisée chez des bulbes dont la « maturité physiologique » n'est pas trop avancée, c'est-à-dire chez des bulbes arrachés assez tôt et exposés pendant un temps relativement court à 30°C.

La bulbification des bourgeons axillaires se produit quand la durée du traitement à 30°C se prolonge et que l'arrachage est plus tardif, c'est-à-dire quand la « maturité physiologique » des bulbes est suffisante pour que la différenciation du bourgeon floral puisse se réaliser correctement (différenciation de feuilles et une fleur). Si les bulbes sont récoltés tard et qu'ils subissent ensuite un traitement prolongé à 30°C, la différenciation peut même atteindre un stade suffisamment avancé pour que l'élongation des racines et des organes aériens soit possible. C'est le cas du lot A_3C_3 de la variété *Paul Richter*, dont 28 bulbes sur 50 ont pu manifester une croissance du système radiculaire et du bourgeon floral (fig. 2).

Un traitement des bulbes à 30°C accélère donc d'une part les processus de développement des bourgeons (différenciation florale, précocité d'enracinement), et d'autre part permet aux bulbes de répondre plus tôt à une induction de la bulbification par les basses températures. Les deux phénomènes ne semblent pas cependant être totalement simultanés. Ainsi des bulbes n'ayant pas réagi à l'action du froid, malgré un traitement à 30°C, manifestent une croissance du bourgeon floral et un enracinement plus précoces que les lots témoins correspondants (fig. 3 : *Olaf* A_1C_1 ; fig. 4 : *Halcro* A_1C_1, A_1C_2 d'une part et A_2C_1 d'autre part). Le comportement d'un bulbe après une conservation au froid dépend donc de son état physiologique et du degré de différenciation des bourgeons.

Quand la bulbification affecte le bourgeon central, le bulbe obtenu ne présente

FIG. 2

Influence de la date de récolte et du traitement subi par les bulbes sur leur comportement après une conservation de 15 semaines à 2-3°C.

Variété *Paul Richter*.

L'aspect du bulbe-mère et le degré de dessèchement de ses écailles montrent l'importance de la bulbification.

Légende : A_1 : récolte du 30 avril ; A_2 : récolte du 28 mai ; A_3 : récolte du 18 juin.
T : bulbes mis à 2-3°C dès la récolte ; C_1, C_2 et C_3 : bulbes conservés pendant 1, 2 et 3 semaines à 30°C avant d'être mis à 2-3°C.

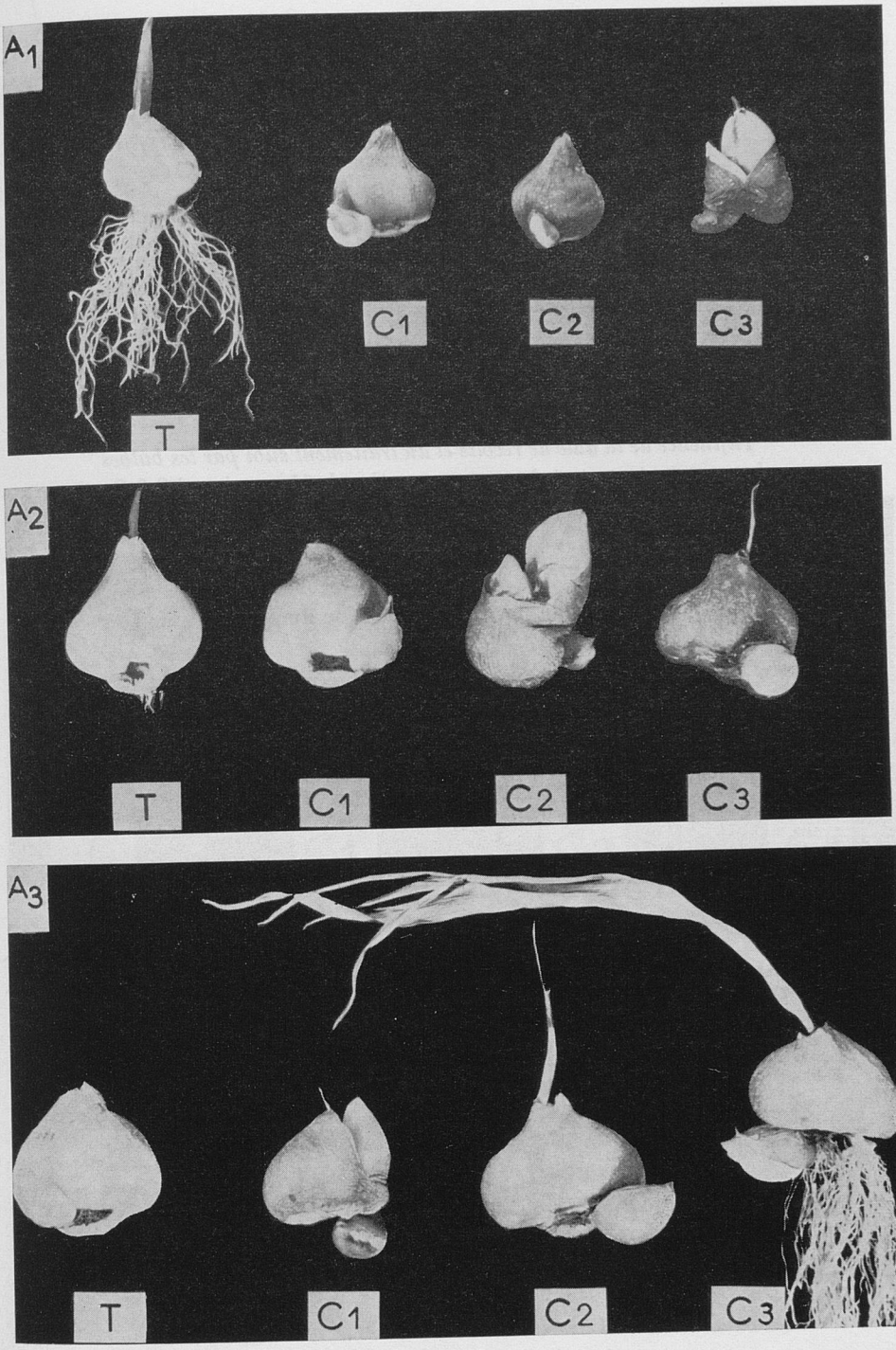

A1
C1
C2
C3
T
A2
T
C1
C2
C3
A3
T
C1
C2
C3

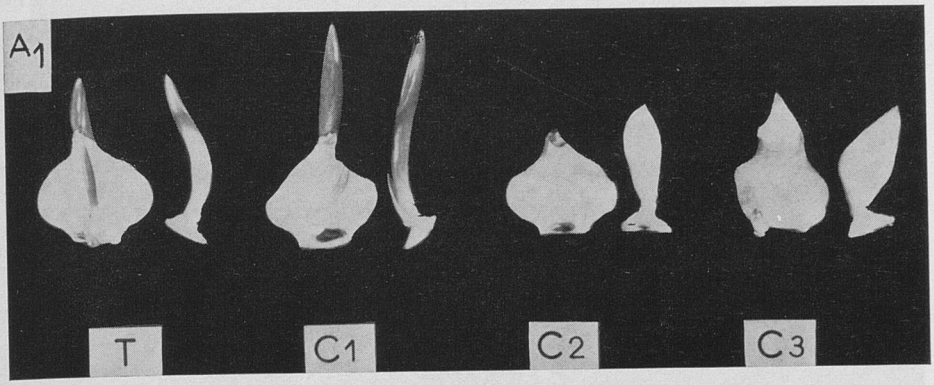
FIG. 3

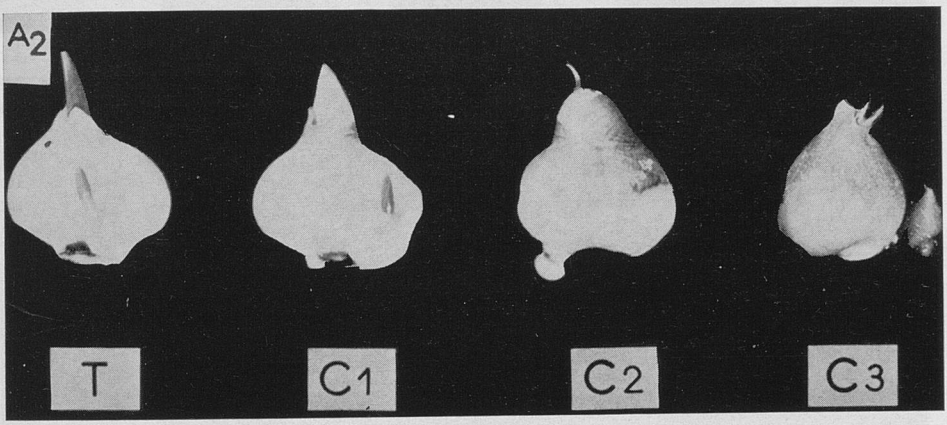
Influence de la date de récolte et du traitement subi par les bulbes sur leur comportement après une conservation de 15 semaines à 2-3°C.

Variété *Olaf*.

L'influence favorable du traitement à 30°C sur la différenciation du bourgeon floral se manifeste dans le lot A_1C_1 (bourgeon floral plus grand que dans le lot T). La bulbification du bourgeon central est illustrée par les lots A_1C_2 et A_1C_3.

Légende : A_1 : récolte du 30 avril ; A_2 : récolte du 28 mai ; A_3 : récolte du 18 juin.
T : bulbes mis à 2-3°C dès la récolte ; C_1, C_2 et C_3 : bulbes conservés pendant 1, 2 et 3 semaines à 30°C avant d'être mis à 2-3°C.


A1
T
C1
C2
C3


A2
T
C1
C2
C3

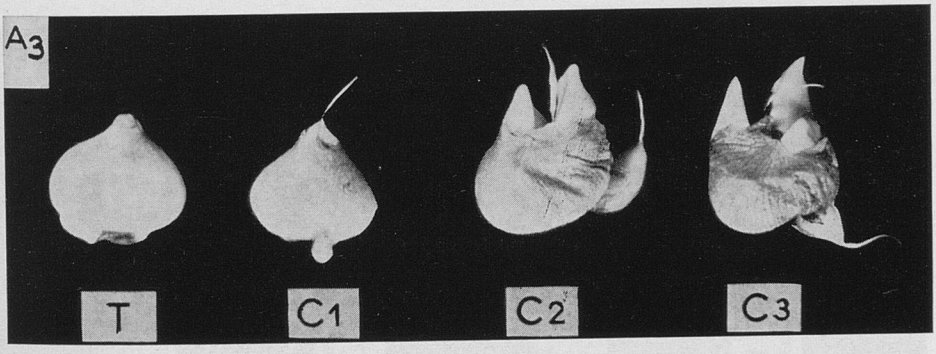

A3
T
C1
C2
C3

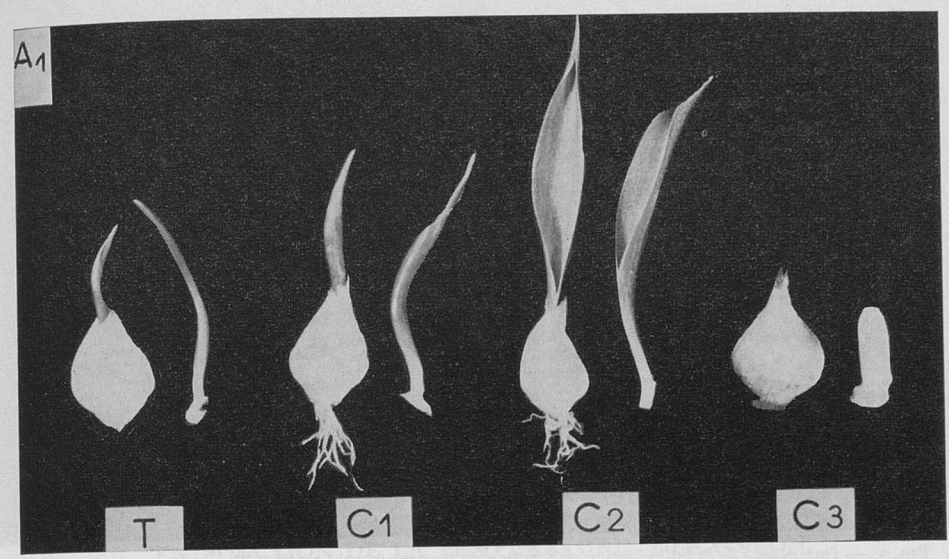
FIG. 4

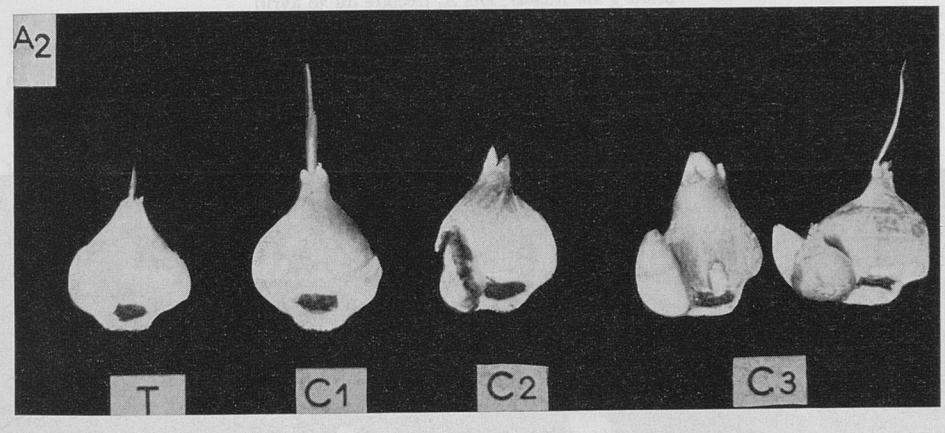
Influence de la date de récolte et du traitement subi par les bulbes sur leur comportement après une conservation de 15 semaines à 2-3°C,

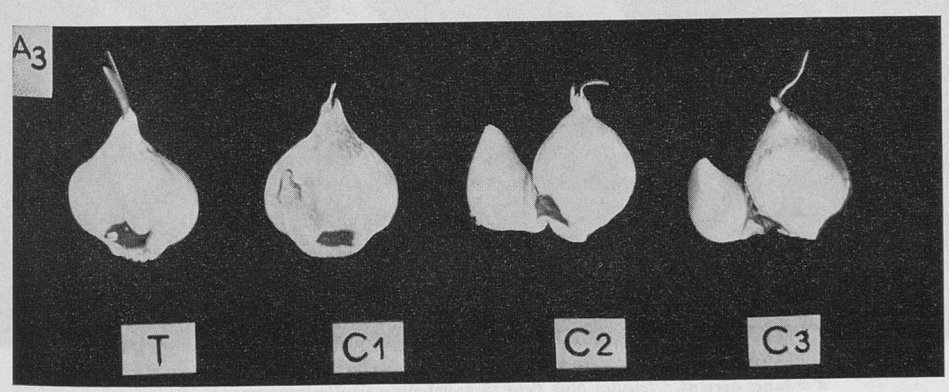
Variété *Halcro*.

L'influence favorable du traitement à 30°C sur la différenciation d'organes se manifeste dans les lots A_1C_1 et A_1C_2 (bourgeon central plus grand et enracinement plus précoce que chez le lot témoin). La bulbification centrale est illustrée par le lot A_1C_3.

Légende : A_1 : récolte du 30 avril ; A_2 : récolte du 28 mai ; A_3 : récolte du 18 juin.
T : bulbes mis à 2-3°C dès la récolte ; C_1, C_2 et C_3 : bulbes conservés pendant 1, 2 et 3 semaines à 30°C avant d'être mis à 2-3°C.


A1
T
C1
C2
C3


A2
T
C1
C2
C3


A3
T
C1
C2
C3

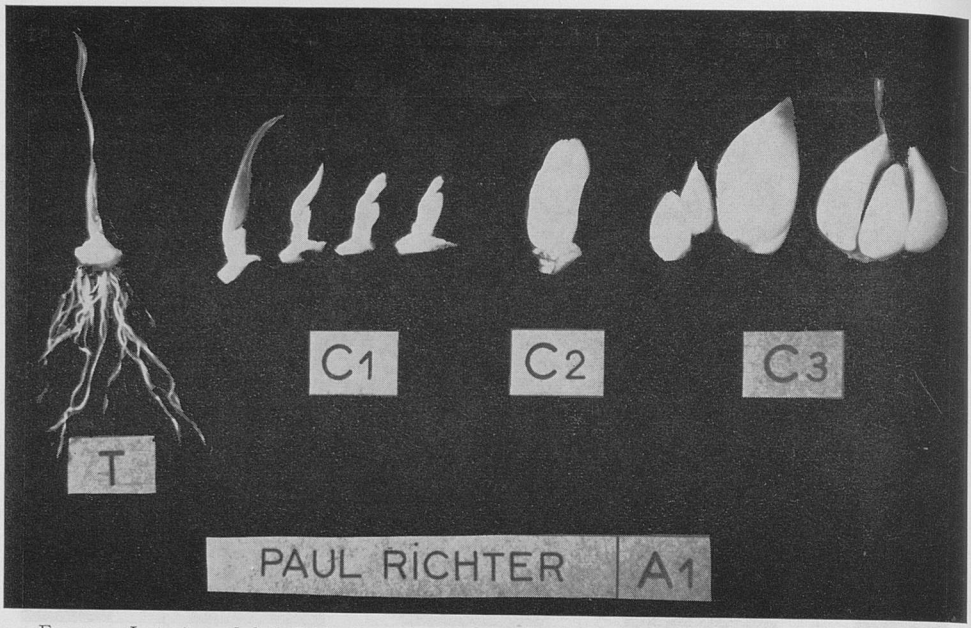


FIG. 5. — *Importance de la bulbification en fonction du traitement subi par le bulbe avant sa mise au froid*
Variété *Paul Richter*, lots A_1 (récolte du 30 avril)
— lot T (mis à 2°-3°C dès la récolte) : absence de bulbification.
— lot C_1 (mis à 2°-3°C après 1 semaine à 30°C) : bulbification incomplète peu importante du bourgeon central et reprise de la différenciation d'organes aériens par ce bourgeon.
— lot C_2 (mis à 2°-3°C après 2 semaines à 30°C) : bulbification centrale.
— lot C_3 (mis à 2°-3°C après 3 semaines à 30°C) : bulbification portant sur les divers bourgeons (central et axillaires, à gauche ; axillaires seuls, à droite).

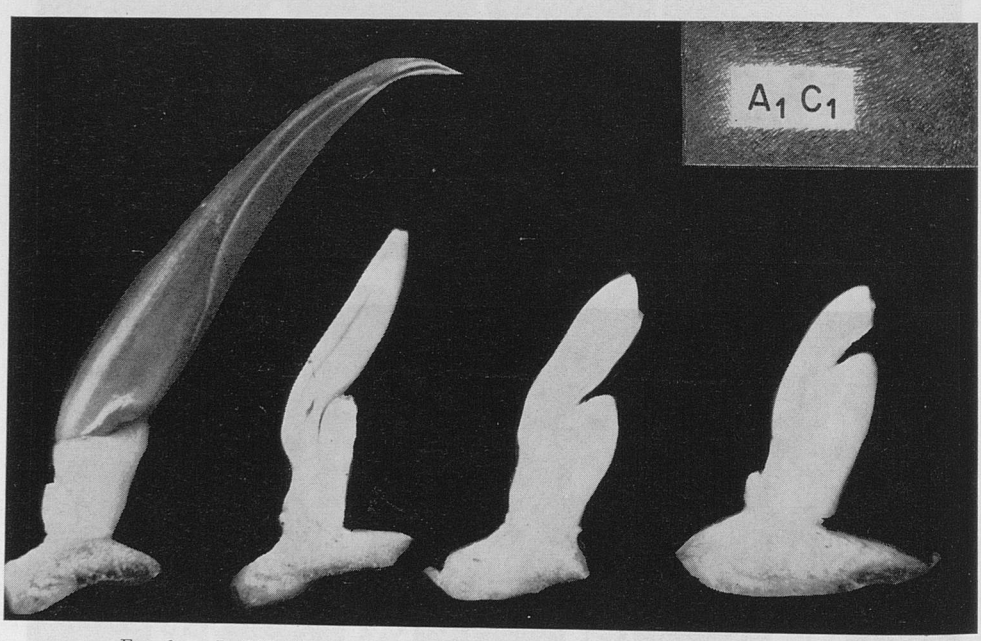


FIG. 6. — *Bulbification incomplète du bourgeon central et reprise de la différenciation d'organes aériens : feuilles plus fleur* (à gauche) *ou feuilles seulement* (à droite)
Variété *Paul Richter* ; lot A_1C_1 (bulbes récoltés le 30 avril et mis à 2°-3°C après 1 semaine à 30°C)
Le deuxième bourgeon, à partir de la gauche, a été coupé verticalement pour montrer la position centrale de la feuille.

en général que peu d'écailles : 1 ou 2 en moyenne. La bulbification est d'abord incomplète puis devient totale par la suite (fig. 5). Dans le premier cas, après l'arrêt du grossissement des écailles du bulbe-fils, de nouveaux organes aériens peuvent se différencier à partir du méristème central du bourgeon qui avait déjà commencé à bulbifier (fig. 6). Cette nouvelle évolution du bourgeon vers le stade floral paraît d'ailleurs se faire d'autant mieux que la bulbification est réduite. Dans le cas d'une bulbification complète, le grossissement du bulbe-fils se poursuit jusqu'à l'épuisement des écailles du bulbe-mère et en l'absence de toute différenciation de nouveaux organes dans les bourgeons.

Ceci tendrait à indiquer que la bulbification d'une part et la différenciation de nouveaux organes d'autre part sont deux phénomènes qui ne peuvent avoir lieu simultanément au sein des bourgeons et semblent donc s'exclure mutuellement.

IV. — ÉVOLUTION DU BULBE DE TULIPE EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE. DISCUSSION

Les travaux relatés ci-dessus complètent notre première étude de l'action de la température sur la bulbification et l'élongation de la Tulipe (Le Nard et Cohat, 1968).

Diverses séquences de hautes et basses températures ont été appliquées, dès l'arrachage, à des jeunes bulbes en voie de grossissement, et leur action sur la différenciation florale, l'enracinement et la bulbification a été étudiée.

Une exposition des bulbes à 30°C après la récolte accélère la différenciation florale et permet un enracinement plus précoce des bulbes. L'effet sur la différenciation florale s'atténue cependant à mesure que le bulbe est proche de la maturité, ce qui confirme les observations rapportées par Slootweg (1969).

Une conservation de 15 semaines à 2-3°C conduit à la bulbification si les bulbes au moment de ce traitement ont atteint une certaine « maturité physiologique » dont les processus sont accélérés par les hautes températures et qui se réalise d'autant plus rapidement que la variété est précoce, ou que l'arrachage est tardif. Dans le cas contraire, à la suite d'un arrachage précoce et en l'absence d'un traitement assez prolongé à 30°C, la conservation ultérieure à 2-3°C n'entraîne pas la bulbification.

La différenciation du bourgeon floral est fortement accélérée par un traitement prolongé à 30°C, et se fait aussi d'autant plus vite que le bulbe est proche de sa maturité. De même, à mesure que l'arrachage devient de plus en plus tardif, et que la durée d'exposition à 30°C se prolonge, la conservation ultérieure de 15 semaines à 2-3°C a pour effet d'induire la bulbification. Ce parallélisme entre les deux phénomènes suggère que l'induction de la bulbification par les basses températures ne peut se faire que chez des bulbes dont les processus de différenciation au sein des bourgeons sont suffisamment initiés. Il n'est cependant pas possible d'établir ici une relation entre un stade déterminé dans la différenciation des bourgeons et les divers aspects observés dans la bulbification (complète ou incomplète).

La bulbification va affecter successivement les bourgeons qui sont le siège d'une différenciation au moment où s'exerce l'action inductrice du froid : d'abord le bourgeon central, à un stade de différenciation peu avancé (1 à 2 écailles), puis les bourgeons axillaires. Ces derniers sont initiés très tôt au cours du grossissement, les premiers formés étant les plus externes (MULDER et LUYTEN, 1928 ; REES, 1968). Mais leur développement est ensuite inhibé par la dominance exercée par le bourgeon central. Celui-ci manifeste le premier une différenciation active qui dure jusqu'à la fin de la formation des ébauches florales. Les bourgeons axillaires prennent alors le relais et différencient des écailles, et même des organes aériens si les bulbes sont constamment maintenus à une température suffisamment élevée, au moins 20°C (LE NARD et COHAT, 1968).

Le présent travail met en évidence l'action progressive de la température élevée : si le traitement à 30°C se prolonge, la différenciation d'organes est plus rapide et la bulbification tend à devenir complète après la conservation à 2°-3°C. De même, des travaux antérieurs (LE NARD et COHAT, 1968) ont montré que l'induction de la bulbification et de la stimulation de l'élongation par la basse température est également progressive, en ce sens qu'elle devient de plus en plus forte quand la conservation au froid se prolonge. Quand celle-ci est de courte durée (jusqu'à 10 semaines à 2-3°C) un traitement ultérieur à 30°C entraîne la perte de l'induction et une reprise de la différenciation d'organes : écailles, feuilles et même fleur (LE NARD et COHAT, 1968). Si l'exposition à basse température se prolonge, le traitement ultérieur à température élevée ne peut cette fois empêcher la bulbification (LE NARD, résultats

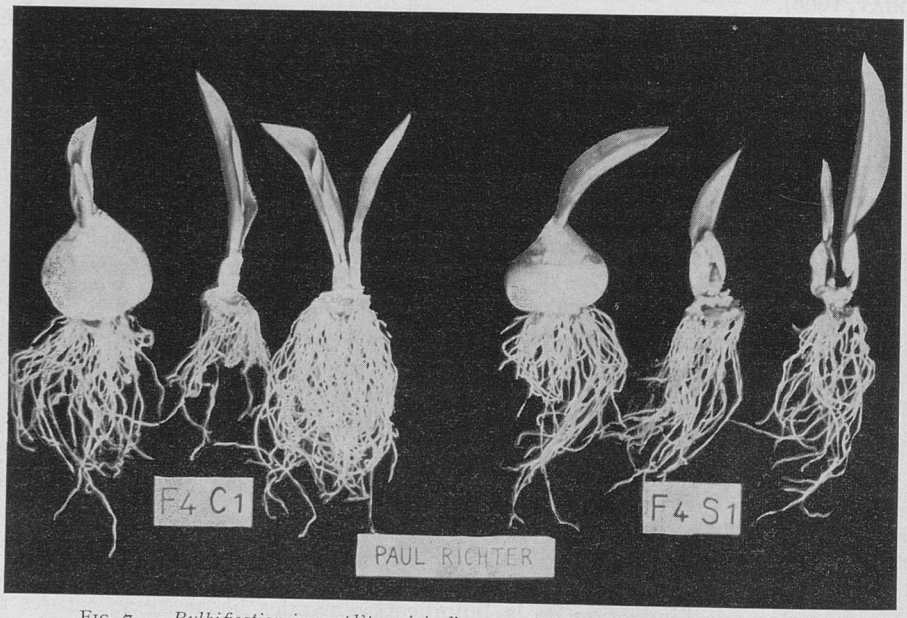


FIG. 7. — *Bulbification incomplète suivie d'une reprise de la différenciation d'organes*
Variété *Paul Richter*
— Bulbes conservés pendant 20 semaines à 2°-3°C, après séchage, puis à 30°C (F_4C_1) ou 20°C (F_4S_1) pendant 5 semaines, avant d'être plantés à 14°-16°C.
— La bulbification des bourgeons axillaires est plus importante dans le lot F_4S_1. Ces mêmes bourgeons ont différencié de nouveaux organes aériens. Le bourgeon floral a été détruit au cours du traitement.

non publiés). Celle-ci commence à se manifester puis s'arrête et la différenciation de nouveaux organes aériens reprend à partir des bourgeons qui avaient commencé à bulbifier, comme le montre la figure 7 (ces résultats indiquent par ailleurs que la suppression de l'induction s'obtient d'autant plus facilement que le bulbe n'est pas enraciné et que la température appliquée est élevée). Enfin si la conservation à basse température est très prolongée (30 semaines à 2-3°C, par exemple), l'induction devient trop forte pour être supprimée. La bulbification est alors complète, et une nouvelle différenciation d'organes ne va se manifester chez le bulbe-fils qu'après la fin de son grossissement.

L'ensemble de ces résultats montre que les hautes températures et les basses températures induisent deux processus qui se réalisent successivement au sein des bourgeons au cours du cycle du bulbe. Le passage de l'un vers l'autre se fait progressivement avec une possibilité de réversion ou de retour si l'induction a été insuffisante. Les températures élevées favorisent l'induction de la différenciation d'organes au sein des bourgeons (feuilles, fleur, écailles, racines). Une fois cette induction acquise et les processus de différenciation enclenchés, les basses températures sont nécessaires à l'induction de la bulbification et à la stimulation de l'élongation. La bulbification semble correspondre à un arrêt de la différenciation d'organes qui ne redevient possible que lorsque la bulbification s'arrête à son tour. Les processus induits par les températures extrêmes (hautes ou basses) exigent des températures moyennes pour bien se manifeste.

Par leur influence sur l'évolution des bourgeons du bulbe, les diverses séquences de température déterminent le comportement de la Tulipe. Dans la nature, l'alternance des saisons lui fait subir des températures hautes puis basses qui assurent un déroulement normal du cycle végétatif. Une modification dans les séquences des hautes et basses températures, dans leur moment d'application et leur durée d'action peut perturber assez fortement ce cycle. Les diverses possibilités d'évolution d'un bulbe observées dans nos expériences, en fonction des traitements réalisés, sont schématisées dans la figure 8. Dans ce schéma, nous n'avons considéré que la bulbification, faisant abstraction de la stimulation de l'élongation également induite par les basses températures, mais dont extériorisation peut ne pas toujours avoir lieu puisqu'elle dépend du stade de différenciation du bourgeon floral et du système radiculaire ainsi que de la durée de conservation au froid (Le Nard et Cohat, 1968).

Ce schéma (fig. 8) permet de distinguer deux grandes phases dans le cycle de la Tulipe : la bulbification et la différenciation d'organes. La phase de bulbification commence au début du grossissement du bulbe et se poursuit jusqu'à la maturité de la plante. La différenciation d'organes commence avant la fin du grossissement du bulbe, car à la récolte on peut déjà observer un début de différenciation du bourgeon floral. Cependant, la différenciation d'organes est surtout active après la récolte, pendant la conservation. Elle concerne d'abord le bourgeon central, puis les bourgeons axillaires, et se poursuit jusqu'au déclenchement d'une nouvelle bulbification. Celle-ci peut intervenir même si les bourgeons présentent peu d'organes différenciés (1 ou 2 écailles).

Le schéma proposé (fig. 8) indique que la Tulipe ne peut être cultivée de façon satisfaisante que si le bulbe subit pendant des durées suffisantes les actions successives des températures élevées et des températures basses. Dans les zones normales

de production, compte tenu de l'alternance des saisons, les phénomènes de bulbification incomplète ne sont pas observés.

Dans la nature, le passage de la phase de bulbification à la phase de différenciation active d'organes se fera d'autant plus rapidement que la variété est précoce et que les températures du printemps sont élevées. Ces températures accélèrent la croissance, hâtent la maturité et exercent une influence favorable sur la différenciation ultérieure des organes.

En appliquant aux bulbes, dès leur récolte, un traitement de courte durée à température élevée ($\geqslant 30^{\circ}C$), on peut accélérer la différenciation florale ultérieure. Ainsi il est possible de réduire la préparation au forçage de quelques jours et d'ob-

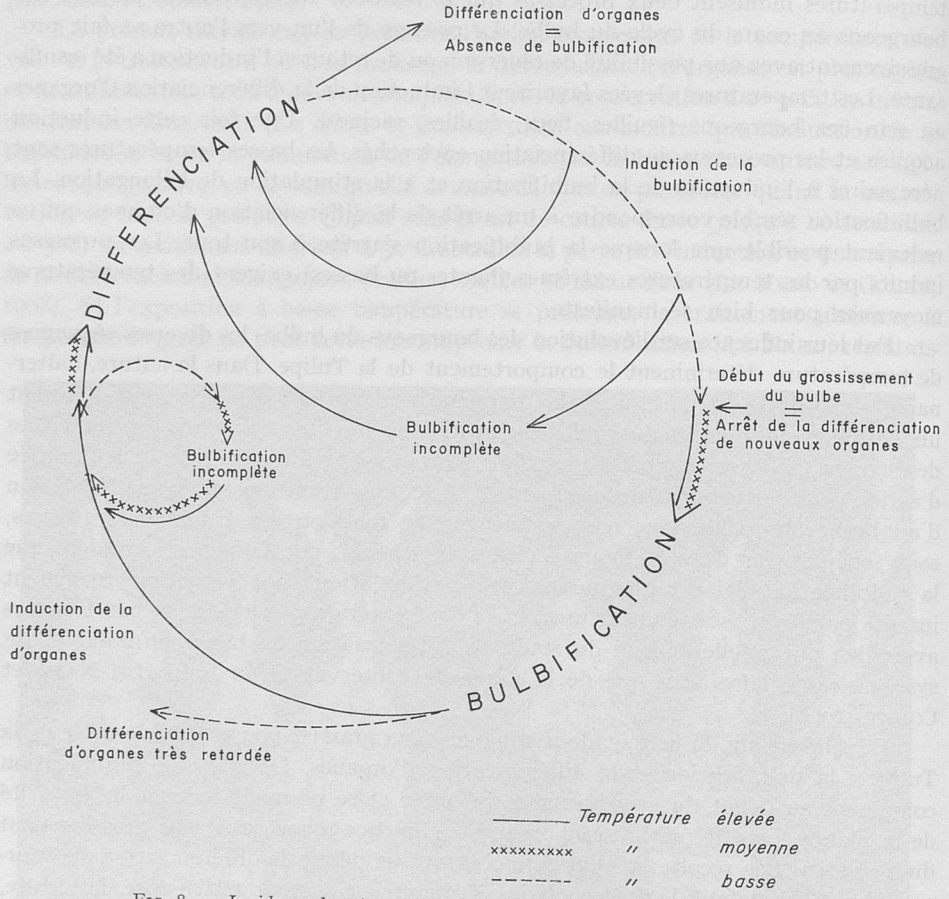


FIG. 8. — *Incidence des séquences de températures sur l'évolution de la Tulipe*

tenir une floraison un peu plus précoce. Le traitement à température élevée doit cependant être appliqué suffisamment tôt pour qu'il soit pleinement efficace, c'est-à-dire qu'il ne faut pas attendre que les bulbes aient atteint un stade de maturité tel que la différenciation du bourgeon floral soit déjà bien avancée. Cette remarque pourrait expliquer, du moins en partie, les résultats parfois divers observés à la suite

du traitement des bulbes pendant 1 semaine à 34°C lors de la préparation au forçage (HOOGETERP, 1967 ; REES et TURQUAND, 1967 ; SLOOTWEG, 1969).

La seule observation du bourgeon floral ne constitue pas toujours un critère suffisant pour prévoir le comportement d'un bulbe comme nous l'ont montré des expériences de forçage (résultats non publiés). Chez des bulbes placés à 20°C dès la récolte ou conservés pendant 1 semaine à 35°C avant d'être mis à 20°C, il n'a pas été possible de déterminer de différence dans les dates auxquelles la différenciation florale était complète. Cependant, après un même traitement à basse température, les bulbes conservés pendant 1 semaine à 35°C ont présenté une croissance plus précoce, et ont fleuri 4 à 7 jours plus tôt. Ce résultat a été obtenu avec les variétés *Paul Richter* et *Emmy Peeck*.

Il a été signalé (CHAMPAGNAT, 1969) qu'en stockant des bulbes de Tulipe dès leur récolte à une température basse (mais positive), « on peut retarder à volonté l'organogenèse et commencer à volonté le traitement thermo-périodique optimal » en vue probablement d'obtenir la floraison à une date déterminée. Cette affirmation est certainement basée sur les résultats des travaux de BLAAUW *et al.* (HARTSEMA, 1961) qui indiquent qu'à basse température la différenciation du bourgeon floral est très ralentie. Nos résultats montrent que si le bulbe est récolté au moment où la plante est mûre, il se trouve déjà dans la phase de différenciation d'organes et que seule une température élevée peut le maintenir dans cet état. Par contre, si on le place à température basse, la différenciation des organes est certes ralentie, mais l'évolution du bulbe n'est pas arrêtée, et la bulbification est induite. Si la conservation au froid commence dès la récolte, et est assez prolongée, la croissance ultérieure est souvent mauvaise (LE NARD et COHAT, 1968). Une conservation à basse température pourrait seulement être envisagée dans le cas où les bulbes n'ont pas encore atteint la phase de différenciation d'organes, c'est-à-dire avant la maturité. Dans la pratique, il ne paraît pas possible d'établir une relation entre un stade de différenciation effective des divers bourgeons et le stade auquel le bulbe devient sensible au froid. Aussi la détermination de la date de récolte permettant d'obtenir un bulbe le plus gros possible, mais non encore sensible à l'action des basses températures, pose un problème. Par ailleurs, la conservation au froid de bulbes jeunes dont la tunique n'est pas encore bien formée ne semble pas facile. Si ces difficultés trouvent une solution, il devrait être alors possible d'obtenir la floraison de la Tulipe à n'importe quelle époque de l'année, dans un milieu favorable. Actuellement, la seule façon de conserver les bulbes pendant longtemps au froid, consiste à les placer à une température négative, — 0,5° à — 2°C, avant ou après leur mise en végétation.

V. — CONCLUSIONS

Les travaux relatés dans ce mémoire et ceux déjà publiés (LE NARD et COHAT, 1968) soulignent la dualité d'action respective des hautes et des basses températures chez la Tulipe.

Les températures élevées permettent aux bourgeons d'acquérir l'aptitude à différencier des organes (feuilles, fleur, écailles) et au système radiculaire de se déve-

lopper. Une fois cette différenciation engagée, les températures basses deviennent nécessaires à l'induction de la bulbification et de la stimulation de l'élongation.

L'explicitation de ces processus, induits par les températures extrêmes, exige cependant des températures moyennes pour bien se réaliser. L'induction réalisée par l'une ou l'autre des températures est progressive, et il peut y avoir réversion ou arrêt selon le cas. La suppression totale ou incomplète par une température élevée d'une induction préalable de la bulbification, s'accompagne de la poursuite ou la reprise de la différenciation de nouveaux organes par les bourgeons. Le déclenchement de la bulbification entraîne un arrêt de la différenciation. Ceci tend à indiquer qu'au sein des bourgeons, la différenciation d'organes d'une part et la bulbification d'autre part semblent être deux phénomènes qui s'excluent mutuellement.

Ainsi s'explique le rôle des diverses séquences de hautes et de basses températures, dans le développement et la croissance de la Tulipe, tel qu'il a été observé dans les expériences relatées dans ce texte et précédemment par LE NARD et COHAT, (1968). Si la différenciation du bourgeon floral et du système radiculaire est suffisante à la suite d'une exposition assez prolongée à température élevée, un traitement ultérieur à basse température permet à l'enracinement, à l'élongation du bourgeon floral et à la bulbification des bourgeons axillaires de se produire normalement. Si la différenciation du bourgeon floral et du système radiculaire est insuffisamment avancée au moment où se termine l'induction par le froid, l'élongation ne peut se faire sur des organes imparfaitement différenciés, et seule la bulbification se manifeste. Celle-ci peut affecter tous les bourgeons du bulbe, dans l'ordre où ils deviennent le siège d'une différenciation active : le bourgeon central d'abord, les bourgeons axillaires ensuite. Selon l'état physiologique du bulbe, la bulbification est incomplète ou totale.

Ces résultats permettent de comprendre l'influence que peuvent avoir divers facteurs sur le comportement du bulbe : lieu de culture, date de récolte, température de conservation, etc..

Reçu pour publication en novembre 1971.

SUMMARY

INFLUENCE OF SEQUENCES OF HIGH AND LOW TEMPERATURES ON THE DIFFERENTIATION OF BUDS, ROOTING AND BULBING IN THE TULIP

Bulbs of the Tulip varieties. *Olaf, Paul Richter* and *Halcro* were harvested at three different dates during their growth, before maturity of the mother-plant. Immediately after harvesting they were exposed to different sequences of high (30°C), average (15°C, 20°C) and low (2°C-3°C) temperatures.

Treatment of 1, 2 or 3 weeks at 30°C speeds up differentiation of the floral bud, when the bulb is subsequently placed in conditions favourable (20°C) to this differentiation (cf. table 1). Treatment at 30°C also permits earlier rooting of bulbs when they are subsequently planted at 15°C (cf. fig. 1).

Low temperatures applied to bulbs which are normally harvested after maturity of the mother-plant leads to their bulbing *i. e.* the transformation of their axillary buds into daughter-bulb (LE NARD and COHAT, 1968). The experiments described in this paper show that the subsequent behaviour of bulbs harvested during growth (before maturity of the mother-plant) and then stored for 15 weeks at 2°-3°C depends on their date of harvesting and the treatment to which they are subjected before their exposure to low tempratures (cf. table 2, fig. 2, 3 and 4).

If the bulb is harvested early and is not exposed to the prolonged action of high temperature (30°C) treatment, subsequent storage at 2°-3°C does not lead to bulbing. As the treatment at 30°C is progressively prolonged, and the harvest progressively delayed, storage at 2°-3°C leads to bulbing of the bulb's buds. Total or normal bulbing which continues until complete withering of the mother-plant's scales, is only observed when the preliminary exposure to high temperature has been quite long or if the harvest was fairly late. When these conditions are not fulfilled, bulbing stops more or less early and remains incomplete, giving all the intermediary stages between absence of and total bulbification (cf. table 2). As long as the central bud (normally floral) has not acquired the capacity for differentiating floral organs, it may undergo bulbing (total or incomplete) in the same way as the axillary buds. Later on, bulbing takes place solely with the latter.

It thus appears that induction of bulbing by low temperatures can only take place in bulbs which have reached a certain stage of « physiological maturity ». For a given variety, this stage is reached all the more rapidly according to the lateness of harvesting the bulb and its exposure to high temperatures (30°C). In the Tulip cycle, high temperatures permit the buds to acquire more rapidly the capacity for differentiating organs. When this differentiation has commenced, low temperatures are necessary to bring on the growth processes : elongation and bulbing. For buds, organ differentiation on the one hand, and bulbing on the other hand, seem to be two incompatible phenomena.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BEIJER J. J., 1942. The terminology of the flower development in bulbous plants (holl.). *Med. Landbouwhogesch. Wageningen*, **46**, 5, 1-17.

CHAMPAGNAT R., In CHAMPAGNAT R., BAILLAUD L., OZENDA P., 1969. *Biologie végétale. III. Croissance, morphogenèse, reproduction.* Pages 251-252. Éd. Masson et Cie, Paris.

COURDUROUX J. Cl., 1966 *a*. Tubérisation et biologie de la Ficaire (*Ficaria ranunculoides* MOENCH). *Physiol. vég.*, **4**, 4, 341-364.

COURDUROUX J. Cl., 1966 *b*. Exigences thermopériodiques comparées de la Ficaire et du Crosne du Japon. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, **12**, 211-212.

HARTSEMA A. M., 1961. Influence of temperatures on flower formation and flowering of bulbous and tuberous plants. *Handb. der Pflanzenphysiol.*, **16**, 123-167, W. Ruhland (Éd.), Springer-Verlag, Berlin.

HOOGETERP P., 1967. De vroege bloei (december) van tulpebollen die bij 5°C zijn gekoeld. *Praktijkmededeling* nr. **21**, Juni 1967, Laboratorium voor Bloembollenonderzoek, Lisse.

LAGARDE J., 1966. Thermopériodisme et développement (croissance, tubérisation « boulage ») chez le Crosne du Japon. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, **12**, 193-210.

LE NARD M., COHAT J., 1968. Influence des températures de conservation sur l'élongation, la floraison et la bulbification de la Tulipe (*Tulipa gesneriana* L.). *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 2, 181-215.

MULDER R., LUYTEN I., 1928. De periodieke ontwikkeling van de Darwin-tulp. *Proc. Sect. Sci. K. ned. Akad. Wet.* **26**, 3, 5-64.

REES A. R., 1968. The initiation and growth of tulip bulbs. *Ann. Bot.*, N. S. **32**, 69-77.

REES A. R., TURQUAND E. D., 1967. Effects of lifting date and warm storage on tulip flowering. *Exper. Hort.*, **17**, 78-85.

SLOOTWEG A. F. G., 1969. Some concepts of tulips pre-cooled at 5°C. *Acta hortic.*, **14**, 177-185.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (1), 61-79.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'ACTION DE L'ACIDE GIBBÉRELLIQUE SUR LA CROISSANCE DES RAMEAUX ET L'ÉVOLUTION DES BOURGEONS A FLEUR DU PÊCHER, CONSÉQUENCES PRATIQUES

H. CLANET et O. BORSANI [1]

Laboratoire de Recherches de la Chaire d'Arboriculture fruitière,
École nationale supérieure agronomique
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
34 - Montpellier

RÉSUMÉ

L'application, en pulvérisation sur le feuillage, de solutions d'acide gibbérellique à des concentrations comprises entre 50 et 500 p.p.m. a été réalisée sur Pêcher (cultivars *Springtime, Cardinal, Redhaven*) à la mi-juillet et à la mi-août.

Les traitements de juillet se sont traduits au printemps suivant par une floraison moins importante des arbres traités. L'effet d'éclaircissage observé par la suite sur les fruits a été d'autant plus accentué que la concentration d'acide gibbérellique utilisée lors du traitement était plus élevée.

Au contraire, les traitements d'août sont restés sans effet.

En outre, l'effet des applications en pulvérisation de solution d'acide gibbérellique sur la croissance végétative des pousses, dans les semaines suivant le traitement, a été précisé.

Les prélèvements de bourgeons effectués à intervalle régulier après les traitements, suivis de coupes et d'examens au microscope, ont montré que les traitements de juillet inhibaient ou perturbaient gravement la différenciation florale des bourgeons. Par contre, les traitements d'août n'ont provoqué aucune anomalie de différenciation.

Mots clés : *Pêcher, acide gibbérellique, différenciation, éclaircissage, croissance.*

[1] Assistant en Arboriculture fruitière à la Faculté d'Agronomie de Montevideo (Uruguay) en stage au laboratoire d'Arboriculture fruitière du C. R. A. M. du 16 février au 15 décembre 1970.

INTRODUCTION

L'éclaircissage des fleurs ou des jeunes fruits, qu'il soit réalisé manuellement ou par voie chimique, est devenu progressivement, au cours des vingt dernières années, une technique courante en arboriculture fruitière.

Réalisée à la main, cette opération nécessite autant de temps que la taille, mais, alors que l'on dispose pour cette dernière de quatre mois environ, quatre à six semaines seulement peuvent être consacrées à l'éclaircissage.

La mise au point d'une bonne méthode d'éclaircissage chimique du pêcher pose un certain nombre de problèmes. Il est en effet indispensable pour parvenir à une solution pratique satisfaisante :

— de déterminer au préalable la variabilité de comportement des cultivars vis-à-vis des diverses substances chimiques expérimentées ;

— de définir d'une façon aussi précise que possible.

- le stade physiologique où chacune des substances doit être employée,
- la variabilité de l'action des substances chimiques étudiées en fonction des conditions du milieu ambiant pour des concentrations identiques.

Les différentes expérimentations mises en place soulignent d'autre part la nécessité d'un éclaircissage chimique précoce permettant une intervention manuelle complémentaire, toujours nécessaire, pas trop tardive.

Récemment, des études entreprises pour préciser certaines utilisations de l'acide gibbérellique, ont démontré son aptitude à réduire l'importance de la floraison de pêchers trop florifères.

La présente communication concerne les essais entrepris dans le midi de la France sur les cultivars de pêcher *Springtime*, *Cardinal* et *Redhaven*, dans le but de mettre en évidence une diminution du taux de floraison consécutivement à des pulvérisations d'acide gibbérellique.

Sur le plan pratique, ces travaux permettent d'espérer la mise au point d'une méthode d'éclaircissage chimique pour le Pêcher, dont le besoin urgent est ressenti par tous les arboriculteurs spécialisés.

C'est à HULL *et al.* (1959) que l'on doit les premiers travaux mettant en évidence l'action inhibitrice de pulvérisations d'acide gibbérellique, sur la floraison de l'année suivante.

Étudiant l'action de l'acide gibbérellique sur la parthénocarpie du genre *Prunus*, CRANE *et al.* (1960) mettent en évidence en 1959 le fait que des traitements aux concentrations de 50, 250 et 500 p.p.m. au stade pleine floraison, n'ont aucune action sur les bourgeons à fleur ou à bois du pêcher, mais provoquent à la plus forte concentration, un allongement des entre-nœuds.

PROEBSTING *et al.* (1965) observent à la suite d'applications de gibbérellate de potassium à des concentrations comprises entre 80 et 1 000 p.p.m., effectuées les 10 et 24 août sur le cultivar *Elberta*, une réduction de la formation de bourgeons à fleur de 40 p. 100 sur les arbres traités le 10 août à 1 000 p.p.m., et de 25 p. 100 à la concentration de 100 p.p.m., les pulvérisations du 15 septembre ne permettant pas d'observer une réduction du nombre de bourgeons à fleur formés.

Les études d'EDGERTON (1966) sur l'action de l'acide gibbérellique et des *retardants* de croissance sur le développement des bourgeons du Pêcher et leur résistance au froid, mettent en évidence une réduction du nombre de bourgeons à fleur, un retard de la différenciation et une réduction du développement des bourgeons. La plus forte diminution du nombre de bourgeons à fleur est obtenue par des pulvérisations d'été ; à la suite de ces dernières, un éclaircissage manuel complémentaire n'a pas été nécessaire.

Des études similaires par BROWN *et al.* (1968) sur pêches *pavies* aux concentrations de 50, 100 et 200 p.p.m. en pulvérisations au moment de la différenciation, démontrent une stimulation de la croissance végétative et une réduction du nombre de bourgeons à fleur. Des effets phytotoxiques (retard de la floraison et de la foliation, mort de rameaux), sont apparus à la concentration de 200 p.p.m.

Nous avons rassemblé dans cette communication les résultats de deux séries complémentaires de travaux :

— ceux conduits au verger en vue d'étudier l'efficacité de l'acide gibbérellique comme agent d'éclaircissage chimique pour le Pêcher,

— ceux réalisés en laboratoire pour préciser le mode d'action de l'acide gibbérellique sur les bourgeons à fleurs en cours de différenciation, et parvenir ainsi à une meilleure compréhension des résultats enregistrés dans le domaine de l'éclaircissage.

En outre, l'effet des pulvérisations de solutions de concentrations variées d'acide gibbérellique sur l'allongement des rameaux de l'année, a été mesuré.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les essais en verger (verger A) ont été mis en place sur trois cultivars : l'un produisant des fruits à chair blanche : *Springtime*, deux produisant des fruits à chair jaune : *Cardinal, Redhaven*. Les arbres utilisés étaient âgés de 10 ans, greffés sur franc et de vigueur moyenne pour *Cardinal* et *Redhaven*, âgés de 5 ans, greffés sur franc pour *Springtime*. L'étude en laboratoire de l'action de l'acide gibbérellique a porté sur des rameaux échantillons prélevés sur *Cardinal* du verger A décrit ci-dessus et d'un verger (verger B) du même cultivar âgés de 7 ans greffés également sur franc.

TABLEAU I

Tableau récapitulatif des concentrations utilisées et des différentes dates d'application

Concentrations p.p.m.	*Springtime*	*Cardinal*			*Redhaven*
	11 juillet 69	11 juillet 69	17 juillet 70	13 août 70	11 juillet 69
50	+	+	+	+	+
100	+	+	+	+	+
200			+	+	
250	+	+			+
300			+	+	
400			+	+	
500	+	+	+	+	+

Les premières applications d'acide gibbérellique ont eu lieu le 11 juillet 1969 sur *Springtime*, *Cardinal* et *Redhaven*, c'est-à-dire 117, 110 et 109 jours après le stade pleine floraison. Ce sont les observations effectuées à la suite de ces applications qui font l'objet des résultats obtenus en verger.

En 1970, sur *Cardinal* de nouvelles applications d'acide gibbérellique, les 17 juillet et 13 août ont permis une étude en laboratoire.

Les concentrations utilisées ont été choisies en fonction des données bibliographiques (tabl. 1).

A chacune des dates d'application, des arbres témoins ont été conservés. Les applications des 17 juillet 1970 et 13 août 1970 ont été doublées d'applications aux mêmes concentrations avec une formule commerciale contenant 10 p. 100 d'acide gibbérellique.

Les différentes applications ont été exécutées à l'aide d'un appareil individuel à lance et mise en pression préalable (3 kg/cm²). La quantité de liquide pulvérisé a été de 3 litres par arbre de façon que toutes les parties de celui-ci soient convenablement traitées. Pour chaque cultivar, concentration, et date de traitement, un arbre entier a été traité, l'homogénéité du verger permettant un tel dispositif.

1. — *Observations en verger*

A. — *Méthode d'étude de l'action de l'acide gibbérellique sur la croissance du rameau mixte du Pêcher.*

Le jour de la réalisation de chaque traitement un échantillon de dix rameaux mixtes représentatifs est choisi et repéré. Chacun des rameaux ainsi isolé est mesuré, entre-nœud par entre-nœud, de façon à connaître sa longueur le jour du traitement. Ces mesures répétées ensuite chaque semaine au cours des mois de juillet, août et septembre, ont permis de mettre en évidence l'action de l'acide gibbérellique sur l'allongement des rameaux mixtes du Pêcher, par comparaison avec des mesures identiques effectuées parallèlement sur des rameaux repérés sur des arbres témoins.

B. — *Méthode d'étude de l'effet d'éclaircissage chimique de l'acide gibbérellique.*

Pour chaque traitement, un échantillon de trente rameaux mixtes représentatif par ses caractéristiques biométriques de la population de rameaux portés par l'arbre, est choisi et repéré le jour de la réalisation du traitement. La description de chacun des rameaux ainsi isolé permet de connaître à chaque nœud la distribution des bourgeons à bois et des bourgeons à fleur. Du mois d'octobre au mois de mai, des descriptions de contrôle permettent de suivre l'évolution des bourgeons sur chacun des rameaux ainsi repérés.

Dès le stade de la nouaison, le rythme du grossissement des fruits a été étudié sur échantillons (20 fruits). Ce grossissement est suivi en mesurant, tous les 10 jours, la plus grande largeur du fruit, des lèvres de la suture à la face opposée du fruit, dans un plan perpendiculaire à la ligne de suture.

Au moment des différentes cueillettes, pour parvenir à une étude plus précise de l'action des différents traitements, nous avons utilisé plusieurs critères ; ce sont les suivants :

a) le poids moyen des fruits,
b) l'indice de calibre R,
c) l'indice de production P,
d) l'indice global $G = P \times R$.

a) *Le poids moyen des fruits.*

Il a été déterminé sur l'ensemble des fruits provenant d'un même traitement. Ce poids moyen constitue une bonne indication de l'action de l'éclaircissage sur l'amélioration du calibre moyen des fruits, mais il ne donne aucune information quant à la répartition en fonction du calibre de l'ensemble des fruits produits. Enfin, il ne permet pas de savoir quelle a été l'action de l'éclaircissage sur le rendement brut des arbres traités.

b) *L'indice de calibre R.*

Il correspond au rapport $R = \dfrac{\text{poids de l'ensemble des fruits récoltés}}{\text{poids des fruits très petits et petits}}$.

Les fruits très petits et petits ont été assimilés aux fruits d'un calibre égal ou inférieur à celui de la catégorie 45 fruits par plateau pour les cultivars *Cardinal* et *Redhaven*, 50 fruits par

plateau pour le cultivar *Springtime* ; le plateau qui sert ici de référence est de dimensions courantes ; il mesure 57 × 34 cm.

Cette détermination du calibre par le nombre de fruits contenus dans un plateau de 57 × 34 cm a été retenue pour des raisons de rapidité de travail ; à titre indicatif, 45 et 50 fruits au plateau correspondent respectivement à un diamètre unitaire de 65 mm et de 60 mm.

Les poids intervenant dans le rapport considéré correspondent à la moyenne par arbre calculée à partir de tous les arbres. Plus R est élevé, plus la proportion de gros fruits est importante.

c) *L'indice de production P.*

Cet indice correspond au rapport $P = \frac{pt}{pn}$

avec pt = poids moyen de fruits récoltés par arbre traité calculé à partir de la production de tous les arbres d'un même traitement,

pn = poids moyen de fruits récoltés par arbre témoin calculé à partir de la production de tous les arbres témoins comparables.

Dans le cas présent, les arbres témoins sont représentés par les arbres éclaircis dans le cadre d'un éclaircissage manuel de routine.

Cet indice P fournit une indication sur l'action du traitement sur la production brute des arbres traités par rapport à celle des arbres témoins.

d) *L'indice global G.*

Il correspond au produit des deux indices précédents. Il vise à intégrer en une valeur unique deux caractéristiques plus ou moins antagonistes et toutes deux économiquement très importantes de la fructification des arbres traités :

— le rendement brut,

— la proportion de fruits de petit calibre.

On obtient un bon effet d'éclaircissage avec une valeur de R nettement supérieure pour les arbres traités à celle observée sur les arbres témoins, une valeur de P pour les arbres traités faiblement inférieure à 1, enfin la valeur de G doit être supérieure chez les arbres traités, à celle obtenue pour les arbres témoins.

2. — *Observations en laboratoire : méthode d'étude de l'action de l'acide gibbérellique sur la différenciation des bourgeons à fleur*

Nous avons, pour cette étude, retenu deux traitements nettement différents : des arbres ayant reçu une pulvérisation d'acide gibbérellique à la concentration de 500 p.p.m. et des arbres témoins traités à l'eau (2,5 l-3 l).

Les observations en laboratoire ont porté sur deux rameaux mixtes prélevés tous les mois (de juillet à octobre) pour chacun des traitements : arbres traités à l'acide gibbérellique 500 p.p.m. en juillet, arbres traités à l'acide gibbérellique 500 p.p.m. en août, arbres témoins. Ces rameaux sont choisis en situation comparable (longueur du rameau, position du rameau sur l'arbre). Le jour du prélèvement, tous les nœuds de chacun des rameaux mixtes prélevés sont placés dans un mélange fixateur, et numérotés (méthode de NAVASHIN). L'inclusion à la paraffine pour coupes (8 μ) au microtome est réalisée après dissection sous la loupe binoculaire. Chacun des nœuds est ensuite monté et coloré (coloration vert de méthyle pyronine). Les observations au microscope ont été effectuées sur échantillon pour chacun des traitements. Cet échantillon, fonction de la longueur du rameau, est de 4 à 6 nœuds. Ces nœuds sont de rang identique sur rameaux traités à l'acide gibbérellique ou non traités. Les observations au microscope permettent de déterminer le stade d'évolution le plus représentatif pour chacun des traitements pour la période considérée.

Ces stades nous ont permis de suivre comparativement l'évolution des bourgeons des rameaux traités et des rameaux témoins. La dissection sous la loupe binoculaire avant inclusion à la paraffine a permis la mise en évidence, sur les rameaux traités à l'acide gibbérellique, de boutons à fleur de développement identique à celui observé sur témoins et de boutons à fleur de plus faible développement.

A partir de ces dernières observations nous avons pu établir une répartition des différents types de bourgeons sur le rameau mixte de Pêcher en fonction de la date d'application de l'acide gibbérellique et en comparaison avec les rameaux témoins.

RÉSULTATS

1. — *Action des pulvérisations d'acide gibbérellique sur la croissance des rameaux mixtes du Pêcher*

Les mesures effectuées pour déterminer la stimulation de croissance obtenue sur rameau mixte de Pêcher à la suite de la pulvérisation d'une solution d'acide gibbérellique, ont été réalisées sur des arbres du cultivar *Cardinal*. Elles mettent en évidence une reprise d'activité du bourgeon apical, consécutive aux applications d'acide gibbérellique, et par la suite un allongement des entre-nœuds nouvellement formés (fig. 1, 2 et 3).

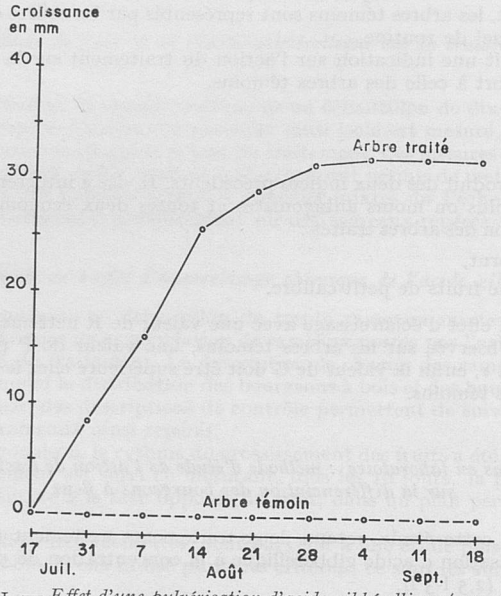


FIG. 1. — *Effet d'une pulvérisation d'acide gibbérellique* (500 p.p.m.) *le 17 juillet sur l'allongement du rameau mixte du Pêcher*

(Chacun des points du graphique correspond à la moyenne des mesures effectuées sur dix rameaux)
L'allongement est dû essentiellement à la reprise d'activité du bourgeon apical.

On n'observe, par contre, sur les rameaux traités, aucun allongement des entre-nœuds préexistants au moment du traitement.

Cette reprise d'activité du bourgeon apical est fonction de la concentration en acide gibbérellique utilisée. Dans les conditions de notre expérimentation (verger B) et sur le cultivar considéré, cette stimulation de croissance a été sensible à partir de la concentration de 300 p.p.m. (fig. 2).

Au contraire, dans le verger A (arbres plus âgés et de vigueur moindre) la reprise d'activité du bourgeon terminal ne s'est manifestée qu'à partir de 500 p.p.m. Cette influence de l'état physiologique des arbres sur leur sensibilité à l'application de substances de croissance a déjà été fréquemment observée (CORGAN *et al*, 1971). Elle se trouve confirmée dans le cas présent.

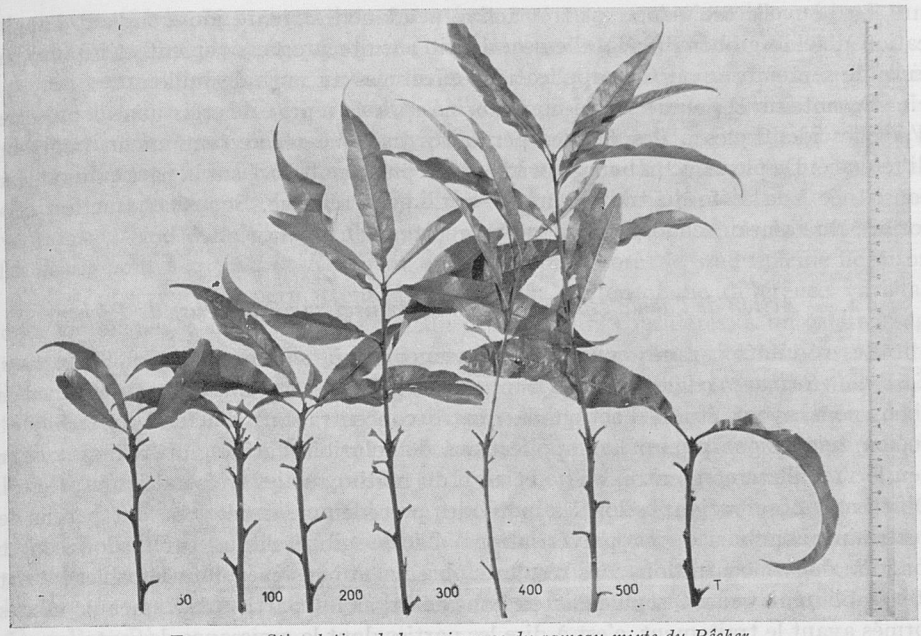


FIG. 2. — *Stimulation de la croissance du rameau mixte du Pêcher à la suite d'une pulvérisation d'acide gibbérellique. Influence de la concentration utilisée*

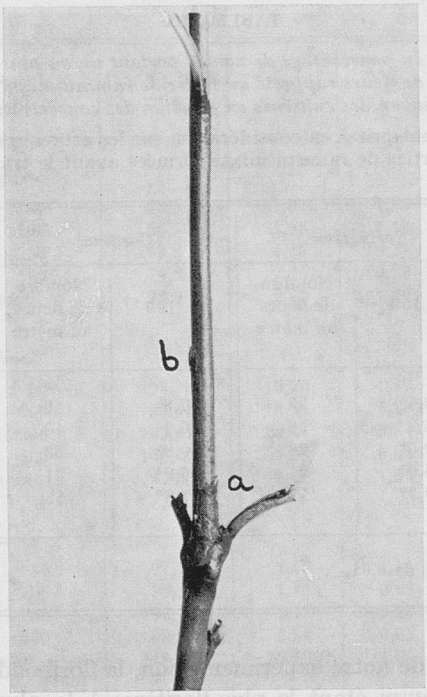


FIG. 3. — *Premier entre-nœud issu de la reprise de croissance après traitement.* On notera en *a* et *b* la présence d'écailles ne recouvrant aucun bourgeon différencié

La nouvelle croissance est très active pendant les trente jours suivant l'application d'acide gibbérellique ; elle se ralentit ensuite progressivement et s'annule au mois de septembre pour des applications effectuées au mois de juillet.

On note sur le premier entre-nœud formé après la reprise de croissance la présence d'écailles identiques à des écailles pérulaires mais ne recouvrant aucun bourgeon différencié. De plus, aucun bourgeon à fleur n'a pu être observé sur la partie du rameau constituée à la suite du traitement à l'acide gibbérellique. Sur cette fraction néoformée du rameau, chaque nœud ne comporte qu'un bourgeon à bois.

2. — *Action de l'acide gibbérellique sur l'éclaircissage des fleurs de Pêcher*

Les résultats ci-après concernent le verger A où, sur les cultivars *Springtime, Cardinal, Redhaven,* dans le cadre d'un essai d'éclaircissage chimique sur Pêcher en 1969, nous avons étudié l'action de quatre concentrations d'acide gibbérellique : 50,100, 250 et 500 p.p.m. Les applications de solution d'acide gibbérellique ont eu lieu le 11 juillet 1969 (entre 8 h 30 et 10 h du matin) sur les trois cultivars précités. Différentes observations, selon les méthodes précédemment décrites, ont permis de déterminer l'influence des pulvérisations d'acide gibbérellique sur la floraison en fonction des concentrations ; les résultats obtenus et consignés dans le tableau 2 ont été établis en prenant seulement en considération les parties de rameaux mixtes formés avant le traitement, c'est-à-dire les parties dont la croissance des entre-nœuds n'est pas modifiée par l'acide gibbérellique.

TABLEAU 2

Tableau récapitulatif du pourcentage de nœuds portant un ou plusieurs boutons à fleur, et nombre de fleurs rapporté au mètre de rameau mixte observé sur chacun des cultivars en fonction des concentrations

(Ne sont prises en considération sur les arbres traités que les parties de rameau mixte formées avant le traitement)

	Springtime		*Cardinal*		*Redhaven*	
	p. 100	Nombre de fleurs au mètre	p. 100	Nombre de fleurs au mètre	p. 100	Nombre de fleurs au mètre
Témoin.....	70,4	38	67,8	40	95,8	50
AG (p.p.m.) 50	66,9	36	66,2	40	91,3	50
AG (p.p.m.) 100	50,0*	28	50,8*	33	66,8*	47
AG (p.p.m.) 250	36,6*	21	36,9*	21	41,6*	27
AG (p.p.m.) 500	30,2*	17	21,8*	15	21,4*	19

* = Significatif au seuil de 0,01.

Dans les conditions de notre expérimentation, la floribondité des trois cultivars est très différente. *Redhaven* étant le plus florifère. A la plus faible concentration (50 p.p.m.), l'action de l'acide gibbérellique n'est pas significative pour les trois cul-

tivars considérés. Les autres concentrations ont eu sur chacun des cultivars une efficacité d'autant plus marquée que la concentration était élevée.

En cours de végétation, nos mesures ont porté sur la détermination du grossissement du fruit sur les arbres traités à l'acide gibbérellique. Ce grossissement suivi plus particulièrement sur des arbres ayant reçu une pulvérisation d'acide gibbérellique à la concentration de 250 p.p.m., a été comparé à l'évolution observée sur des arbres éclaircis manuellement dans les conditions normales de l'exploitation. Ces interventions manuelles ont eu lieu pour *Springtime* trente jours après le stade pleine floraison, pour *Cardinal* et *Redhaven* quarante jours après le stade pleine floraison.

Ces observations permettent de mettre en évidence une différence variétale due, semble-t-il, à la réaction de chacun des cultivars considérés, à un éclaircissage manuel. Nous n'avons obtenu un grossissement supérieur des fruits des arbres traités à une concentration de 250 p.p.m. d'acide gibbérellique, que sur le cultivar *Cardinal*. Si le calibre final des fruits sur le cultivar *Springtime* est très comparable à celui obtenu pour le même cultivar par un éclaircissage manuel, la différence observée sur le cultivar *Redhaven* est plus grande, en faveur de l'éclaircissage manuel.

Ces observations sont confirmées par l'étude des récoltes pour chacun des cultivars. Le tableau 3 résume l'ensemble des résultats obtenus en fonction des critères précédemment définis, c'est-à-dire le poids moyen des fruits, l'indice de calibre R, l'indice de production P, enfin l'indice global G faisant intervenir les indices T et P ($G = P \times R$).

TABLEAU 3

Traitement (p.p.m.)	Poids moyen en g	R	P	$G = P \times R$
Springtime				
AG 50	59,8	1,07	1,00	1,07
AG 100	66,7	1,08	1,12	1,20
AG 250	69,3	1,25	0,74	0,92
AG 500	74,2	2,25	0,58	1,30
Témoin (écl. man. F_2 + 30)	72,7	2,42	1,00	2,42
Cardinal				
AG 50	95	13,30	1,17	15,56
AG 100	95,48	15,91	1,26	20,04
AG 250	103,42	22,11	0,84	18,57
AG 500	108,42	50,59	0,53	26,81
Témoin (écl. man. F_2 + 40)	95,33	14,78	1,00	14,78
Redhaven				
AG 50	97,7	1,13	1,11	1,25
AG 100	99,1	1,34	0,99	1,32
AG 250	106,4	1,73	0,98	1,69
AG 500	108,7	2,54	0,85	2,15
Témoin (écl. man. F_2 + 40)	118,8	10,12	1,00	10,12

Pour chacun des cultivars et pour une plus grande facilité d'interprétation, nous avons affecté au témoin (éclairci manuellement), le coefficient de production 1,00. Les indices de production pour chacun des traitements ont été déterminés par rapport au coefficient de production du témoin.

Cultivar Springtime.

Aux plus faibles concentrations (500 et 100 p.p.m.), les résultats obtenus sont inférieurs à ceux enregistrés avec un éclaircissage manuel. Les concentrations de 250 p.p.m. et 500 p.p.m. permettent d'obtenir une meilleure répartition des fruits par calibre avec une augmentation du poids des fruits de calibre supérieur. Cependant, il faut noter pour ces concentrations une diminution du poids de la récolte, diminution surtout sensible à la concentration de 500 p.p.m.

Cultivar Cardinal.

Dans les conditions de notre expérimentation, les résultats obtenus sont satisfaisants dès la concentration de 100 p.p.m. Les indices de calibre R obtenus mettent en évidence une augmentation du poids des fruits de calibre supérieur. La concentration de 500 p.p.m. a diminué de façon sensible la production sur les arbres traités.

Cultivar Redhaven.

Les résultats obtenus sur ce cultivar par l'éclaircissage manuel pourraient faire croire à une efficacité moins grande des pulvérisations d'acide gibbérellique. Les concentrations de 250 et 500 p.p.m. ont permis d'obtenir des résultats satisfaisants caractérisés par une bonne répartition des fruits par calibre sans une diminution trop sensible de la production sur les arbres traités.

D'une façon générale, compte tenu de la variabilité de réaction des cultivars expérimentés et des conditions de nos expérimentations, il ressort des résultats obtenus, que la concentration d'acide gibbérellique la plus satisfaisante est de 250 p.p.m. Dans l'éventualité où un éclaircissage manuel complémentaire est envisagé, cette concentration pourrait être diminuée.

L'éclaircissage chimique à l'acide gibbérellique paraît apporter une solution satisfaisante en particulier pour les zones de culture du Pêcher où les gelées de printemps n'ont pas ou peu d'importance.

3. — *Influence des traitements à l'acide gibbérellique sur la différenciation des bourgeons à fleur du Pêcher*

Cette étude est effectuée sur des rameaux échantillons du cultivar *Cardinal* (verger B).

a) *Évolution des bourgeons à fleur chez le témoin.*

Cette évolution se produit de juillet à novembre. Début juillet, le dôme apical commence à gonfler (fig. 4) ; son développement se poursuit durant le mois d'août au cours duquel (début de la deuxième quinzaine) on peut observer la formation du plateau avec initiation de l'ébauche des sépales (fig. 5). La différenciation s'accélère alors. Un mois plus tard (septembre) on assiste à la formation du pistil (fig. 6).

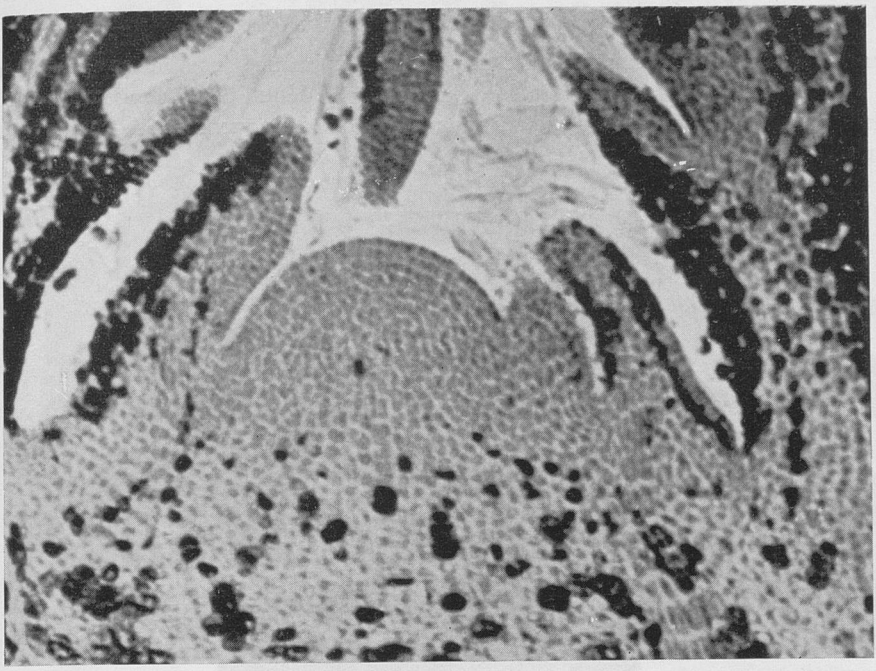


FIG. 4. — *Apex au stade préfloral, stade observé avant traitement à l'acide gibbérellique*

FIG. 5. — *Coupe d'un bourgeon prélevé sur arbre témoin*
Formation du plateau

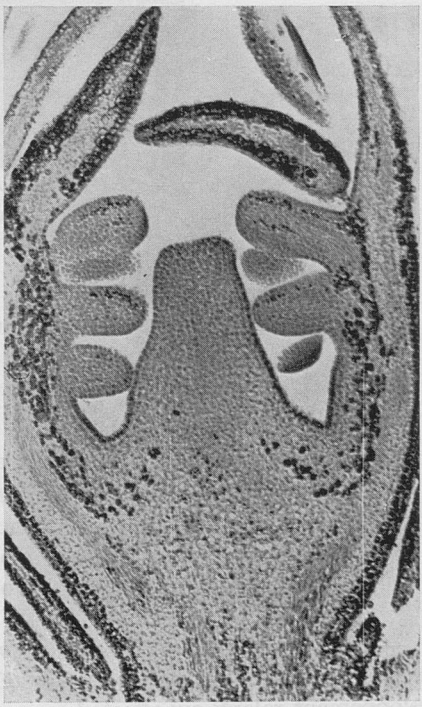


FIG. 6. — *Coupe d'un bourgeon d'arbre témoin*
Formation du pistil

Au cours du mois d'octobre, le pistil continue sa croissance, les ovaires et le stigmate se différencient (fig. 7) ; on observe également le début de l'allongement du filet des étamines qui se poursuivra au cours du mois de novembre. A ce moment la fleur est complètement formée.

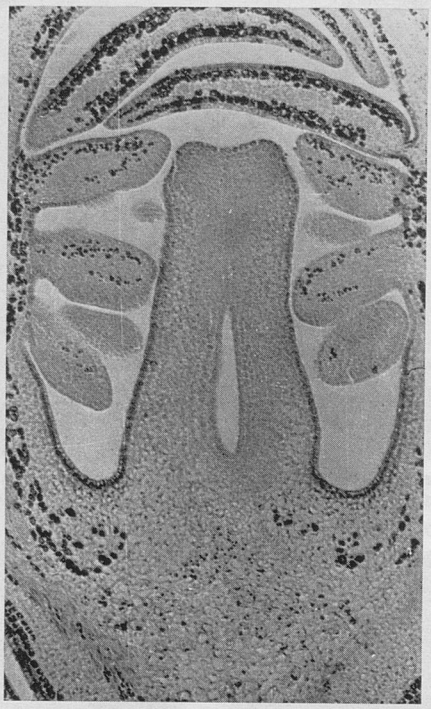


FIG. 7. — *La différenciation des pièces florales est terminée*
Ovaire et stigmate se différencient

Cette évolution a parallèlement été suivie sur les arbres ayant reçu une pulvérisation d'acide gibbérellique à la concentration de 500 p.p.m.

b) *Action de l'acide gibbérellique sur la différenciation des bourgeons à fleur.*

L'application d'acide gibbérellique dès le début de la différenciation des pièces florales des bourgeons à fleur du Pêcher, a eu pour conséquences deux types d'action :

— *Action inhibitrice totale* : elle paraît étroitement liée au stade de différenciation des bourgeons à fleur au moment de l'application de l'acide gibbérellique. Ces bourgeons arrêtés dans leur développement dès le gonflement du dôme apical début juillet, ne présentent aucune évolution ultérieure. Cette action est illustrée par les figures 8, 9 et 10.

— *Action de retard du processus de différenciation des bourgeons à fleur* : à la suite d'une pulvérisation d'acide gibbérellique, une partie des bourgeons présente un développement ralenti qui affecte le processus normal de la différenciation. Cet aspect de l'action de l'acide gibbérellique est illustré par les figures 11, 12 ,13, 14.

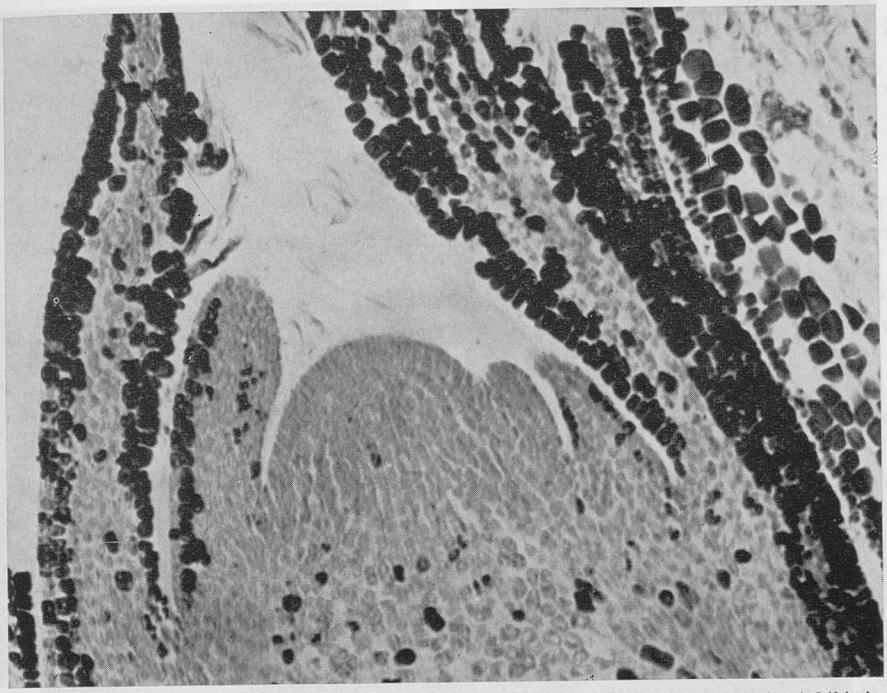


FIG. 8. — *Action de l'acide gibbérellique sur la différenciation des bourgeons à fleurs. Action inhibitrice.* Stade observé avant traitement

FIG. 9. — *Action inhibitrice de l'acide gibbérellique,* « bourgeon indifférencié » stade observé au mois de septembre suite à un traitement du 17 juillet

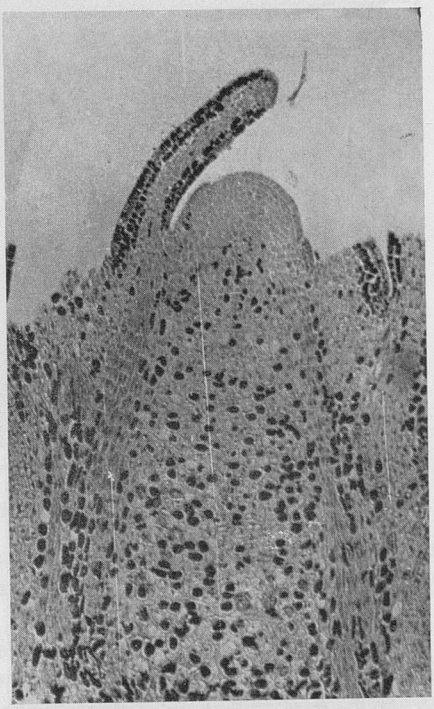


FIG. 10. — *Action inhibitrice de l'acide gibbérellique* Coupe dans un bourgeon à fleur au mois d'oct. 1970 suite à un traitement du 17 juillet 1970

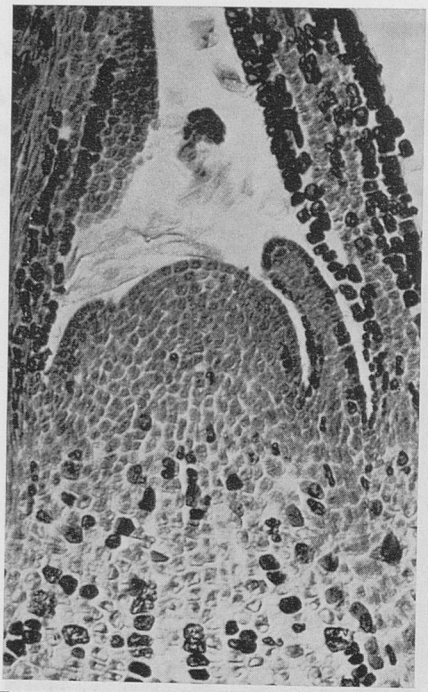


FIG. 11. — *Retard du processus de différenciation*
Stade observé au moment du traitement
à l'acide gibbérellique du 17 juillet 1970
(Cette figure est à rapprocher de la figure 10)

FIG. 12. — *Retard du processus de différenciation dû à une pulvérisation d'acide gibbérellique*
Stade observé en septembre 1970

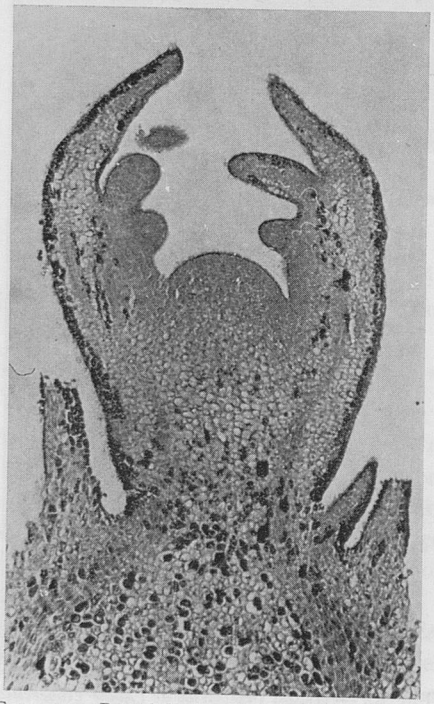


FIG. 13. — *Retard du processus de différenciation*
Stade observé au mois d'octobre 1970
sur bourgeons d'arbres traités
à l'acide gibbérellique au mois de juillet 1970.
Début de la différenciation des étamines.

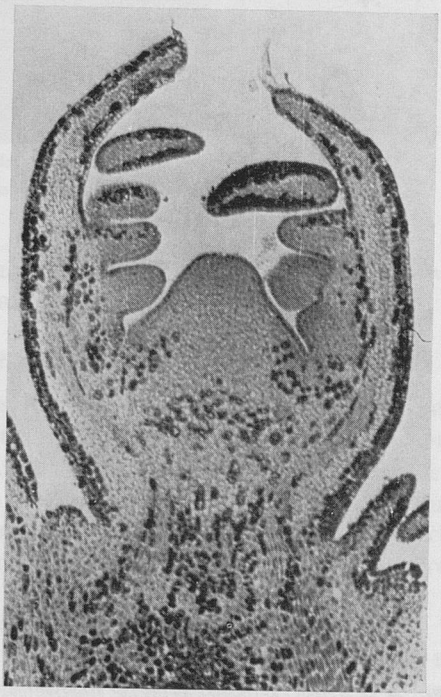


FIG. 14. — *Retard du processus de différenciation*
Coupe dans un bourgeon prélevé sur arbre
traité à l'acide gibbérellique au mois de juillet 1970.
Observation novembre 1970.

c) *Influence de la date d'application sur la présence de bourgeons à fleur arrêtés dans leur développement ou présentant un retard du processus de la différenciation, et sur leur répartition.*

Les observations ont porté sur des rameaux mixtes prélevés le 16 octobre 1970 sur des arbres ayant reçu une pulvérisation d'acide gibbérellique le 17 juillet d'une part, le 13 août d'autre part.

Nous avons pu définir après dissection sous la loupe binoculaire des bourgeons prélevés à chacun des nœuds des rameaux échantillons, les types de bourgeons suivants :

— des bourgeons à fleur de développement normal, c'est-à-dire analogue à celui des bourgeons à fleur observés à la même date sur des rameaux d'arbres témoins.

— des bourgeons à bois.

— des bourgeons à fleur de développement retardé que nous avons dénommés « petite fleur » (fig. 15).

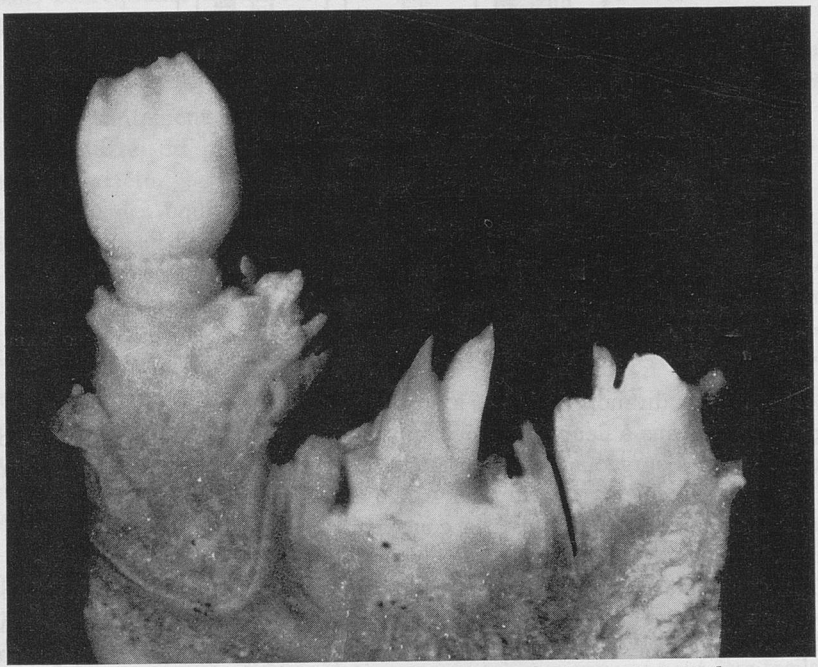


FIG. 15. — *Bourgeon à fleur de très faible développement dénommé « petite fleur ». Action d'une pulvérisation d'acide gibbérellique le 17 juillet à la concentration de 500 p.p.m.*
A gauche, bourgeon à fleur de développement normal

Ce retard dans le développement de certains bourgeons à fleur est également souligné par STEMBRIDGE *et al.* (1969) à la suite de pulvérisations de KGA sur le cultivar *Redskin*.

— des bourgeons « indéterminés », c'est-à-dire des bourgeons situés en lieu et place des bourgeons à fleur mais d'un développement très faible. Après dissection et observation sous la loupe binoculaire, ces bourgeons ne présentent aucune formation apparente de nouvelles écailles.

La répartition entre ces différents types de bourgeon est représentée sur la figure 16. Celle observée sur les rameaux d'arbres traités le 13 août est très comparable à celle obtenue avec des rameaux d'arbres témoins.

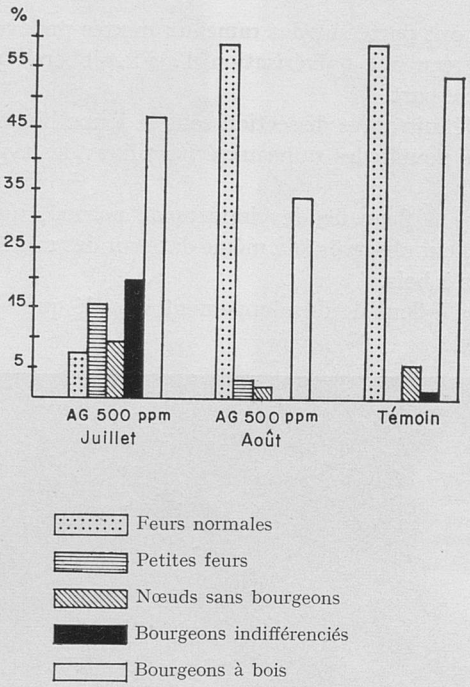


FIG. 16. — *Effet de la date d'application d'une pulvérisation d'acide gibbérellique* (500 p.p.m.) *sur la répartition en pourcentage des différents types de bourgeons sur le rameau mixte du Pêcher.*

Le traitement du mois de juillet a eu pour effet une réduction sensible du pourcentage de bourgeons à fleur d'un développement normal, et une augmentation des pourcentages des bourgeons « indifférenciés » et des bourgeons à fleur présentant un retard de développement (« petite fleur »). A un mois d'intervalle, l'influence d'une application d'acide gibbérellique à la concentration de 500 p.p.m. paraît tout à fait différente.

Bien qu'il soit pour l'instant impossible de préciser davantage la période où l'application d'acide gibbérellique est la plus efficace pour limiter le pourcentage de bourgeons à fleur formés sur les rameaux mixtes de pêcher, on peut avancer que dans les conditions de milieu du Languedoc *un traitement effectué à la mi-août doit être considéré comme trop tardif.*

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les pulvérisations de solutions d'acide gibbérellique de concentrations variées effectuées sur des arbres adultes des cultivars *Springtime, Cardinal* et *Redhaven* à la mi-juillet et à la mi-août ont mis en évidence les faits suivants :

— La reprise de l'activité du bourgeon terminal des rameaux sur des arbres

traités a été obtenue dans des conditions identiques aux deux dates considérées. Très peu marquée aux concentrations de 50 et 100 p.p.m., elle a été beaucoup plus sensible aux concentrations égales ou supérieures à 200 p.p.m., où la formation de nouveaux entre-nœuds et un allongement du rameau en rapport direct avec la concentration ont pu être observés. La réponse des arbres au traitement a été d'autant plus active que leur vigueur pour une même combinaison cultivar-porte-greffe, était plus grande ; aucun bourgeon à fleur n'a pu être observé au printemps suivant sur la partie des rameaux néoformés à la suite du traitement, que celui-ci ait été effectué en juillet ou en août.

— La perturbation des processus de différenciation florale n'est apparue sensible qu'à la suite du traitement du mois de juillet. Seules, les concentrations de 100, 250 et 500 p.p.m. se sont montrées efficaces. Dans les conditions des travaux qui font l'objet de ce compte rendu, aucun effet significatif n'a été obtenu à la concentration de 50 p.p.m.

Quelle que soit la concentration utilisée, les traitements du mois d'août sont restés sans conséquence significative sur le pourcentage des bourgeons à fleur par rapport à la totalité des bourgeons portés par les rameaux mixtes.

— L'étude morphologique de la différenciation des bourgeons à fleur réalisée comparativement sur des arbres traités à 500 p.p.m. et sur des arbres témoins, a montré que le traitement entraînait un ralentissement plus ou moins marqué, d'un bourgeon à l'autre, du processus de différenciation qui cependant, n'était jamais complètement arrêté.

Une partie des bourgeons dont la différenciation a été ainsi freinée ne peut atteindre, au moment de la floraison au printemps suivant, un stade d'évolution suffisant pour devenir fonctionnelle. Les raisons de la différence complète de réaction au traitement en fonction de sa date d'excécution restent encore du domaine de l'hypothèse.

Lorsque le traitement a lieu en juillet, il intervient sur des bourgeons dont la différenciation florale est à peine ébauchée : ils se trouvent au stade (*a*) défini par MONET qui correspond au gonflement du dôme apical.

Au contraire, le traitement exécuté à la mi-août concerne des bourgeons dont la différenciation est nettement plus avancée : ils ont atteint le stade (*c*) de MONET caractérisé par l'initiation des sépales.

Il est permis de penser que les bourgeons ont atteint en août, dans le processus de différenciation, un point de non retour : leur développement se poursuit d'une façon normale quel que soit l'apport d'acide gibbérellique exogène.

Au contraire, à la mi-juillet, les bourgeons se trouvent encore dans une phase transitoire ; le processus de différenciation encore très peu avancé peut être facilement interrompu ou perturbé par des applications d'acide gibbérellique.

Des traitements effectués à des dates échelonnées entre celles qui ont été utilisées dans les travaux donnant lieu à ce mémoire, permettront de préciser à partir de quel stade d'évolution du bourgeon, le traitement à l'acide gibbérellique cesse d'intervenir sur cette évolution.

Sur le plan pratique, l'effet d'éclaircissage obtenu par un traitement effectué à une date convenable dépend du maintien en état non fonctionnel d'une partie des bourgeons à fleur formés l'été précédent. Il est bien entendu fonction de la concentration d'acide gibbérellique utilisée lors de la pulvérisation.

Pour les cultivars utilisés dans ces travaux et dans les conditions de milieu et de traitement où ils étaient placés, la concentration de 250 p.p.m. et une application à la mi-juillet se sont montrées très satisfaisantes. Elles ont en effet permis d'obtenir un résultat pratique d'éclaircissage comparable à celui atteint par un éclaircissage manuel de routine effectué dans les conditions habituelles à cette intervention.

Lorsque la gamme de concentrations satisfaisantes pour les principaux cultivars de Pêcher aura pu être précisée davantage, cette technique d'éclaircissage par pulvérisation de solutions d'acide gibbérellique dans le courant du mois de juillet, est susceptible de fournir un outil précieux aux producteurs de pêches installés dans des régions où les risques de gelée printanière sont très réduits ou nuls.

Reçu pour publication en mars 1972.

SUMMARY

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF GIBBERELLIC ACID EFFECTS ON GROWTH OF SHOOTS AND EVOLUTION OF FLOWER BUDS OF THE PEACH TREE. PRACTICAL CONSEQUENCES

Peach trees (cultivars *Springtime, Cardinal, Redhaven*) were sprayed in mid-July and mid-August with GA solutions at differents rates between 50 and 500 p.p.m.

The July treatments resulted, the following spring, by a less important flowering of the treated trees.

The thinning effect on fruit set was closely related to the GA concentrations of the sprayed solutions.

The August treatments were ineffective ; moreover, the action of the GA treatment on the shoot growth, during the weeks following the spraying, was studied.

In order to study the effect of treatments at the bud level, samples of buds were taken periodically after spraying on treated and control trees. These buds were cut after paraffin inclusion and observed with an optical microscope.

These observations showed July treatments stopped or severely troubled the floral differentiation of buds. The August treatments did not induce any trouble in the differentiation process.

In the environment conditions of the trials, spraying of GA solution at 250 p.p.m. level in mid July induce a good thinning effect on peach trees. Such a method of peach fruit bud thinning could be used wherever the frost hazard is very weak.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BRADLEY M. V., CRANE J. C., 1960. Gibberellin-induced inhibition of bud development in some species of *Prunus*. *Science*, **131**, 825-826.

BROWN L. C., CRANE. J. C., BEUTEL J. A., 1968. Gibberellic acid reduces cling peach flower buds. *Calif. Agric.* **22**, nº 3, 7-8.

CORGAN J. N., WIDMOYER F. B., 1971. The effects of gibberellic acid on flower differentiation, date of bloom, and flower hardiness of Peach. *J. amer. Soc. hort. Sci.*, **96**, 1, 54-57.

CRANE J. C., PRIMER P. E., CAMPBELL R. C., 1960. Gibberellin-induced parthenocarpy in *Prunus*. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **75**, 129-137.

CRANE J. C., HICKS J. R., 1968. Further studies on growth-regulator-induced parthenocarpy in the *Bing* cherry. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **92**, 113-118.

EDGERTON L. J., 1966. Some effects of gibberellin acid growth retardants on but development and cold hardiness of Peach. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **88**, 197-203.

GRENNHALGH W. J., EDGERTON L. J., 1966. Interactions of growth retardant (Alar) and gibberellin sprays on growth and flowering of the apple. *Proc. 17th intern. hort. Congr.*, **1**, p. 283.

GREENHALGH W. J., EDGERTON L. J., 1967. Interaction of Alar and Gibberellin on growth and flowering of the apple. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **91**, 9-17.

HICKS J. R., CRANE J. C., 1968. The effect of gibberellin on almon flower bud growth, time of bloom and yield. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **92**, 1-6.

HULL J., LEWIS L. N., 1959. Response of one-year-old cherry and mature bearing cherry, peach, and apple trees to gibberellin. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.* **74**, 93-100.

MONET R., BASTARD Y., 1968. Morphogenèse et croissance des ébauches florales chez le Pêcher, *Prunus persica* L. BATSCH. *C. R. Acad. Sci. Paris* t. **266**, sér. D, 1845-1848.

MONET R., BASTARD Y., 1970. Les mécanismes de la floraison chez le Pêcher. *Bull. techn. Inform.* **248**, 173-176.

PROESSTING E. L. Jr., MILLS H. H., 1964. Gibberellin-induced hardiness responses in *Elberta* peach flower buds. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.* **85**, 134-140.

SCHIMMELPFENG H., 1967. Hemmung der Blütenknospenbildung bei Sauerkirschen durch Gibberellinsäure-eine Möglichkeit zur Gewinnung blütenfreien Veredelungsmaterials. *Erwerbobstbau*, **9**, 226-228 (in *Hort. Abstr.*, **38**, n° 2593).

SPARKS D., 1967. Effect of potassium gibberellate on fruit characteristics and flowering on the pecan, *Carya illinonsis*, KOCH. *C. V.* STUART. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **90**, 61-66.

STEMBRIDGE G. E., LARUE J. H., 1969. The effect of potassium gibberellate on flower bud development in the *Redskin* Peach. *J. amer. Soc. hort. Sci.*, **94**, 492-495.

TSHAJLAKHJAN M., NEKRASOVA T. V., 1969. Influence du retardant CCC et de la gibbérelline sur la croissance et la floraison du citronnier et du pêcher (en russe). *Dokl. Acad. Nauk. S. S. S. R.*, **189**, n° 4, 905-908.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (1), 81-93.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'INCOMPATIBILITÉ AU GREFFAGE DES COMBINAISONS POIRIER-COGNASSIER

II. — Modifications du processus d'union provoquées par l'application de quelques substances de croissance sur du matériel herbacé

C. BRIAN et M. DURON

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches d'Angers, I. N. R. A.,
49 - Beaucouzé

RÉSUMÉ

En utilisant la technique de greffage sur du matériel herbacé décrite dans un article antérieur, on a étudié l'influence de deux équilibres hormonaux, IAA 100 mg/l-GA3 500 mg/l et IAA 500 mg/l-GA3 100 mg/l, sur l'évolution de combinaisons différant par le degré de compatibilité des deux génotypes associés.

Par rapport à des autogreffes témoin Poirier-Poirier et Cognassier-Cognassier n'ayant reçu aucune substance de croissance, la continuité cambiale est établie plus rapidement avec le traitement IAA 100-GA3 500, plus lentement avec IAA 500-GA3 100. De même, la différenciation de nouveaux tissus dans le cal est accélérée par la première combinaison hormonale, et retardée par la seconde.

Par rapport à des combinaisons Poirier incompatible-Cognassier n'ayant reçu aucune substance de croissance, l'application de IAA 100-GA 500 améliore très nettement le processus d'union, permettant l'établissement de la continuité cambiale aussi rapidement qu'avec les autogreffes. Le traitement IAA 500-GA 100 n'a au contraire absolument pas amélioré le processus d'union, la combinaison conservant toutes les caractéristiques de l'incompatibilité.

Mots clés : *Poirier, Cognassier, incompatibilité au greffage, substances de croissance.*

I. — INTRODUCTION

L'étude du déroulement du processus d'union en fonction du degré de compatibilité entre les deux génotypes associés a été exécuté précédemment sur du matériel herbacé (C. Brian et M. Duron, 1971). La différenciation plus ou moins rapide

et plus ou moins complète d'un cambium continu était alors apparue comme la caractéristique essentielle de la compatibilité de la combinaison.

Chez un certain nombre d'espèces ligneuses, le fonctionnement du cambium paraît étroitement conditionné par l'équilibre entre auxine et acide gibérellique (P. F. WAREING, 1958). En culture de tissus, des équilibres différents entre ces deux phytohormones favorisent la production de phloème ou de xylème, alors que l'application de GA3 seul laisse subsister l'activité mitotique du cambium, mais inhibe toute différenciation (J. DIGBY et P. F. WAREING, 1966).

Des applications de substances de croissance (acide indolylacétique ou IAA et acide gibbérellique ou GA3) ont donc été effectuées dans le but, soit de perturber l'union de génotypes compatibles, soit d'améliorer l'association de combinaisons incompatibles.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODE

Comme dans le travail précédent (C. BRIAN et M. DURON, 1971), des greffes en fente ont été réalisées sur du matériel herbacé multiplié sous brouillard artificiel. Les conditions matérielles de l'essai n'ont pas permis d'étudier toutes les associations souhaitables, aussi a-t-on retenu les trois suivantes :

— autogreffes Poirier-Poirier, variété *Williams* (en raison de son aptitude particulière à bouturer sous brouillard artificiel) ;
— autogreffes Cognassier-Cognassier, clone C. 89-4 ;
— hétérogreffes incompatible Poirier (*Duc de Bordeaux*)-Cognassier (C. 89-4).

Quelques hétérogreffes compatibles Poirier (*Passe-Crassane*)-Cognassier ont également été réalisées pour être utilisées comme témoins.

Deux équilibres hormonaux ont été appliqués par trempage rapide (1 seconde) de la base du greffon avant la greffe : IAA 100 mg/l-GA 500 mg/l, désigné dans cette mise au point par IAA 1-GA5 et IAA 500 mg/l-GA 100 mg/l, désigné par IAA 5-GA1. Pour chaque association, des individus non traités ont été conservés comme témoin.

Le déroulement des processus d'union a été suivi chaque semaine, grâce à l'examen périodique de la structure histologique des combinaisons, suivant les techniques déjà rapportées (C. BRIAN et M. DURON, 1971).

Les observations ont été effectuées sur des coupes transversales réalisées à deux niveaux : entre les lèvres du porte-greffe, au-dessous de la base du greffon (niveau porte-greffe) et dans la région médiane de la greffe.

III. — RÉSULTATS

A. — *Combinaisons compatibles : autogreffes Poirier-Poirier* (variété *Williams*)

1. *Traitement par l'équilibre IAA1-GA5.*

Au niveau du porte-greffe.

Huit jours après le greffage, un cal très important s'est développé par la prolifération des cellules du parenchyme cortical, du liber, des cambiums, ainsi que par la division active des cellules du parenchyme médullaire et de rayons ligneux dédifférenciés. La continuité cambiale est déjà réalisée à ce stade. Il subsiste peu de lacunes entre les deux lèvres du porte-greffe.

Quatorze jours après le greffage, le cal a continué à proliférer et toutes les lacunes sont comblées. La continuité cambiale a permis un accroissement diamétral important du porte-greffe, surtout au voisinage de la zone blessée. Un épiderme continu entoure le porte-greffe et quelques cellules de collenchyme néoformé sont déjà visibles.

Vingt-cinq jours après le greffage, les cellules du cal situées sous la jonction se lignifient et des vaisseaux s'y sont différenciés. Dans la zone corticale, le collenchyme forme un anneau continu. La structure d'une tige normale est donc reconstituée.

Au niveau de la région médiane de la greffe.

Huit jours après le greffage, un cal important s'est développé grâce à la prolifération des cellules du parenchyme cortical, du liber, du cambium, des rayons ligneux dédifférenciés et du parenchyme médullaire. Greffon et porte-greffe ont contribué à la formation de cal de façon équivalente, et il ne reste que très peu de lacunes entre eux. La continuité cambiale est presque réalisée (trois points de jonction sur quatre, en général). L'accroissement diamétral est un peu plus important chez le greffon. La lignification des cellules du cal est commencée et un épiderme se différencie sous les cellules blessées.

Quatorze jours après le greffage, la prolifération du cal a comblé les dernières lacunes. Le cambium est maintenant continu et son activité très intense entraîne un fort accroissement transversal du greffon et du porte-greffe. Les tissus lignifiés forment un anneau continu et des vaisseaux commencent à se différencier dans le cal. La différenciation et la subérification de l'épiderme sont terminées. A ce stade, il n'y a pratiquement que peu de différences avec les greffes « témoins » n'ayant reçu aucune substance de croissance (fig. 1).

Vingt-cinq jours après le greffage, le cal est presque entièrement lignifié. Le cambium est très actif, un peu plus chez le greffon que chez le porte-greffe. Le collenchyme commence à se développer dans le cal.

Par rapport aux autogreffes n'ayant reçu aucune application de substances de croissance, il est constaté une intensification des phénomènes de multiplication et de différenciation cellulaire. Le cal prolifère plus intensément et comble plus rapidement les lacunes. La continuité cambiale s'établit plus tôt (quatorze jours au lieu de vingt-cinq). L'épiderme et le collenchyme se différencient plus tôt. Ces différences sont plus marquées au niveau de la région médiane de la greffe qu'à celui du porte-greffe.

2. *Traitement par l'équilibre IAA5-GA1.*

Au niveau du porte-greffe.

Huit jours après le greffage, la prolifération active des cellules du parenchyme cortical, du liber, du cambium et du parenchyme médullaire a formé un cal important qui a comblé tous les espaces entre les deux lèvres du porte-greffe. La continuité cambiale n'est, par contre, pas encore réalisée.

Quatorze jours après le greffage, la prolifération du cal a continué, écartant les deux lèvres du porte-greffe. La continuité cambiale n'est toujours pas parfaite. Un épiderme commence à se différencier (fig. 2).

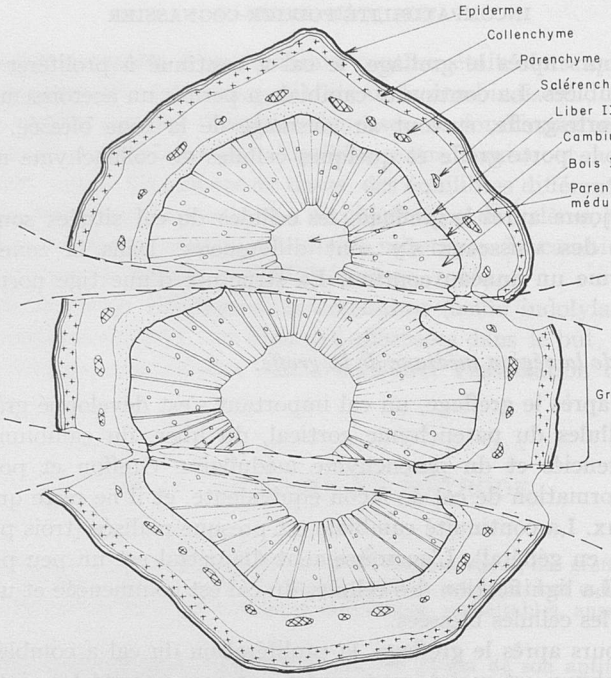


FIG. 1. — *Autogreffe Poirier-Poirier — Témoin — Quatorze jours après le greffage*
Le cambium n'est pas encore continu, mais le cal commence à se lignifier
et l'épiderme est absent dans les zones cicatricielles

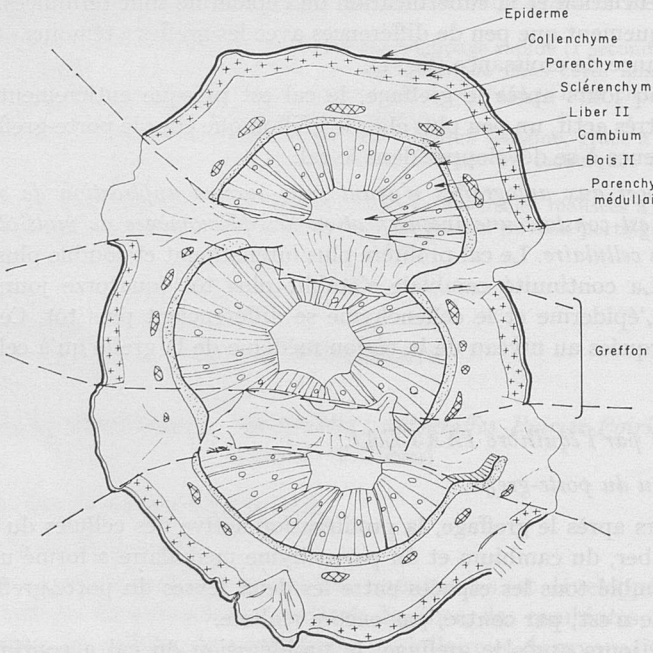


FIG. 2. — *Autogreffe Poirier-Poirier — Traitement IAA 5 GA 1 — Quatorze jours après le greffage*
Le cambium n'est pas continu, le cal commence à se lignifier
et un épiderme se différencie dans la zone de cicatrisation

Vingt-cinq jours après le greffage, le cambium n'est toujours pas parfaitement continu, mais il assure une croissance diamétrale importante du porte-greffe, surtout au voisinage de la blessure. L'épiderme est continu et subérifié.

Au niveau de la région médiane de la greffe.

Huit jours après le greffage, la prolifération active des cellules des tissus cités dans le cas du porte-greffe seul a comblé toutes les lacunes. La continuité cambiale n'est pas réalisée et l'accroissement diamétral est faible, chez le greffon comme chez le porte-greffe.

Quatorze jours après le greffage, le cal a continué son développement. La prolifération du parenchyme médullaire est particulièrement importante. Le cambium n'est toujours pas continu (deux points de jonction sur quatre). Le cal commence à se lignifier et un épiderme apparaît dans les zones blessées.

Vingt-cinq jours après le greffage, le développement du cal s'est ralenti et a été suivi d'une lignification à peu près complète. La continuité cambiale est presque réalisée (trois points de jonction sur quatre), mais le cambium décrit de nombreuses sinuosités. L'épiderme est entièrement reconstitué et subérifié.

Par rapport aux autogreffes qui n'ont subi aucune application de substances de croissance, les différences de comportement sont peu nombreuses. La prolifération du cal est un peu plus rapide, la multiplication des cellules médullaires nettement plus intense. *Le plus important est que la continuité cambiale s'établit moins rapidement.*

Par rapport aux autogreffes traitées par IAA 100 mg/l, GA 500 mg/l, deux différences importantes apparaissent : la continuité cambiale s'établit beaucoup moins rapidement et la différenciation des tissus corticaux (épiderme et surtout collenchyme) est plus tardive.

B. — *Combinaisons compatibles : autogreffes Cognassier-Cognassier* (C. 89-4)

1. *Traitement par le mélange IAA1-GA5.*

Au niveau du porte-greffe.

Huit jours après le greffage, les cellules du parenchyme cortical, du liber et du cambium commencent à proliférer pour former le cal de cicatrisation. Le cambium est discontinu.

Quatorze jours après le greffage, le cal s'est bien développé. Le parenchyme médullaire à son tour a faiblement proliféré. Il subsiste cependant encore une lacune non comblée entre les lèvres du porte-greffe. La continuité cambiale est généralement réalisée et l'accroissement diamétral est important. L'épiderme est entièrement reconstitué et commence à se subérifier.

Vingt-cinq jours après le greffage, le cal a comblé toutes les lacunes. Le cambium est continu dans toutes les unions observées. Dans le cal, la lignification est intense et des vaisseaux ont été formés. L'épiderme est entièrement reconstitué et subérifié ; au-dessous commence à apparaître un collenchyme.

Au niveau de la région médiane de la greffe.

Huit jours après le greffage, un cal se forme par prolifération des mêmes tissus que dans le cas du porte-greffe seul. Les divisions cellulaires sont particulièrement actives à partir du greffon, chez lequel même le parenchyme médullaire contribue à

la cicatrisation. Le cambium est discontinu. Cependant, il a assuré une croissance diamétrale importante au niveau du greffon, alors que le porte-greffe n'a pas évolué.

Quatorze jours après le greffage, toutes les lacunes ont été comblées par la prolifération du cal, dont l'origine est toujours essentiellement corticale. La continuité cambiale est parfaite. Une zone lignifiée continue s'étend sous le cambium et des vaisseaux commencent à y être différenciés. L'épiderme est entièrement reconstitué et subérifié.

Vingt-cinq jours après le greffage, la lignification du cal est presque complète. Un collenchyme commence à se différencier sur l'épiderme néoformé. L'accroissement du greffon reste plus important que celui du porte-greffe.

Par rapport aux autogreffes de Cognassier n'ayant reçu aucune application de substances de croissance (fig. 3) *on observe une évolution plus rapide de la cicatrisation.* Le comblement de toutes les lacunes s'effectue un peu plus tôt, *l'établissement d'un cambium continu est plus précoce.* Les différences les plus sensibles sont certainement d'une part la différenciation de l'épiderme et du collenchyme qui est observée beaucoup plus tôt à la suite du traitement, d'autre part, la multiplication des cellules du parenchyme médullaire.

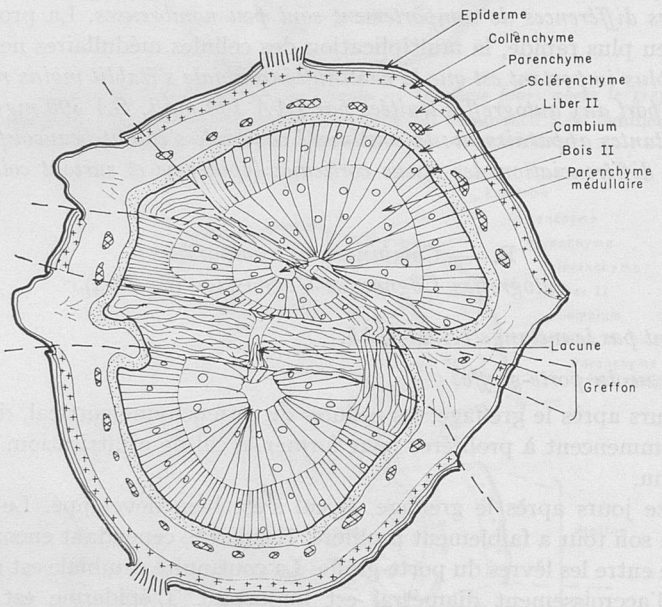


FIG. 3. — *Autogreffe Cognassier-Cognassier — Témoin — Vingt-cinq jours après le greffage*
La continuité cambiale est parfaite ; un épiderme continu entoure la coupe et le collenchyme commence à se différencier dans les zones de cicatrisation. Le cal est presque entièrement lignifié.

2. *Traitement par l'équilibre IAA5-GA1.*

Au niveau du porte-greffe.

Huit jours après le greffage, seule est visible une faible prolifération des tissus corticaux et du cambium.

Quatorze jours après le greffage, le cal s'est développé mais il laisse subsister une lacune importante entre les deux lèvres du porte-greffe. Le cambium n'est pas

encore continu ; il reste peu actif et la croissance diamétrale du porte-greffe est faible. L'épiderme est entièrement reconstitué et commence à se subérifier.

Vingt-cinq jours après le greffage, le comblement des lacunes est achevé dans la plupart des greffes observées. La continuité cambiale n'est réalisée que pour quatre unions sur dix. Cependant l'accroissement du porte-greffe est important, surtout au voisinage de la zone blessée. Le cal est en grande partie lignifié.

Au niveau de la région médiane de la greffe.

Huit jours après le greffage, seule la zone corticale a faiblement proliféré. Le cal n'est pas encore bien constitué.

Quatorze jours après le greffage, la prolifération du cal laisse encore subsister des lacunes entre porte-greffe et greffon. Les tissus corticaux se divisent aussi activement chez les deux composants de la greffe. Le cambium n'est pas encore continu (trois points de jonction sur quatre), mais il s'est bien développé. L'épiderme est reconstitué et entièrement subérifié. La lignification du cal est assez avancée et des vaisseaux ligneux se sont différenciés.

Vingt-cinq jours après le greffage, le cambium est continu, le cal presque entièrement lignifié. Le collenchyme commence à se différencier sous l'épiderme néoformé.

Par rapport aux autogreffes de Cognassier n'ayant reçu aucune application de substances de croissance, la formation du cal est un peu plus rapide, probablement parce que le parenchyme médullaire y participe assez activement. *Par contre, l'établissement de la continuité cambiale et la différenciation des tissus de soutien sont plus tardives.*

Par rapport aux autogreffes de Cognassiers traitées avec le mélange IAA1-GA5, les lacunes sont comblées un peu plus tard et le cambium devient continu moins vite. Les différences observées sont cependant plus faibles qu'avec les autogreffes Poirier-Poirier correspondantes.

C. — *Combinaison incompatible : hétéro-greffe Poirier* (Duc de Bordeaux)-*Cognassier*

1. *Traitement par l'équilibre IAA1-GA5.*

Au niveau du porte-greffe.

Huit jours après le greffage, le développement d'une ébauche de cal au niveau du liber et du cambium n'est pas suffisant pour assurer une union correcte.

Quatorze jours après le greffage, le cal produit par la prolifération des tissus corticaux, du cambium et de quelques cellules dédifférenciées des rayons ligneux n'a pas comblé toutes les lacunes entre les deux lèvres du porte-greffe. Le cambium est continu et son activité a assuré un accroissement diamétral important, surtout près de la blessure causée par le greffage. L'épiderme est entièrement reconstitué.

Vingt-cinq jours après le greffage, le cal s'est développé et laisse subsister seulement quelques petites lacunes. L'épiderme est entièrement subérifié.

Cinquante six jours après le greffage subsistent toujours quelques lacunes de taille réduite. L'accroissement diamétral assuré par le cambium a été important, surtout près de la zone blessée. Le cal est en grande partie lignifié, et un collenchyme s'est différencié sous l'épiderme néoformé, de même que quelques îlots de sclérenchyme.

Au niveau de la région médiane de la greffe.

Huit jours après le greffage, les tissus corticaux ont commencé à proliférer, mais il n'y a pas encore d'union solide.

Quatorze jours après le greffage, le parenchyme cortical, le liber, le cambium et quelques cellules dédifférenciées des rayons ligneux ont proliféré activement et formé un cal qui a comblé presque tous les espaces vides entre le greffon et le porte-greffe. La continuité cambiale est assurée en trois points de jonction sur quatre pour toutes les unions observées. Le cal commence à se lignifier et l'accroissement diamétral du greffon est un peu plus important que celui du porte-greffe. L'épiderme commence à se différencier dans les régions blessées.

Vingt-cinq jours après le greffage, toutes les lacunes sont comblées dans la plupart des unions observées. La continuité cambiale est réalisée et l'accroissement diamétral du greffon est toujours un peu plus important que celui du porte-greffe. Sous les jonctions du cambium, le cal s'est lignifié et des vaisseaux se sont différenciés. L'épiderme s'est entièrement reconstitué et subérifié (fig. 4).

Cinquante-six jours après le greffage, un anneau de bois continu s'est formé au-dessous du cambium. L'accroissement du greffon et du porte-greffe est important. Sous l'épiderme néoformé, le collenchyme commence à se différencier (fig. 5).

Par rapport à la même combinaison de génotypes sans aucune application de substances de croissance, l'amélioration du processus d'union est très sensible. La continuité cambiale est totale quatorze jours après le greffage après application de l'équilibre IAA1-GA5, alors qu'à vingt-cinq jours les greffes témoins présentaient seulement deux jonctions sur quatre dans le meilleur des cas. La prolifération du cal, par contre, semble assez analogue.

Par rapport à une combinaison compatible (Poirier *Passe-Crassane* sur Cognassier *C. 89-4*), on note également une amélioration qui se manifeste par une prolifération plus active des tissus cicatriciels et une réalisation plus précoce de la continuité cambiale. En fait, le comportement de la combinaison incompatible Poirier *Duc de Bordeaux*-Cognassier *C. 89-4* est devenu semblable à celui des autogreffes Poirier-Poirier.

2. *Traitement par l'équilibre IAA5-GA1.*

Au niveau du porte-greffe.

Huit jours après le greffage, seul est observé un début de prolifération dans la région corticale, au voisinage de la blessure.

Quatorze jours après le greffage, le parenchyme cortical, le liber, le cambium et quelques rayons ligneux ont proliféré pour fournir un cal peu important qui laisse subsister de nombreuses lacunes entre le greffon et le porte-greffe. Le cambium, discontinu, n'a assuré qu'un faible accroissement au porte-greffe. L'épiderme commence à se différencier sous la zone blessée.

Vingt-cinq jours après le greffage, il subsiste encore des lacunes entre les deux lèvres du porte-greffe. Le cambium est continu dans la moitié des unions observées et l'accroissement diamétral du porte-greffe est très important. Le cal commence à se lignifier et des vaisseaux s'y sont formés. L'épiderme est entièrement reconstitué dans la zone blessée.

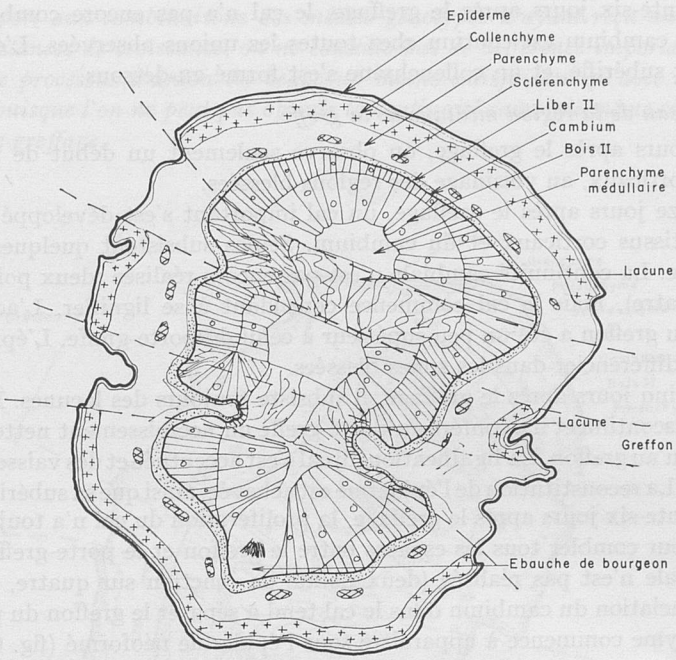


FIG. 4. — *Hétérogreffe incompatible Poirier-Cognassier*
Traitement IAA1 GA5 — Vingt-cinq jours après le greffage
La continuité cambiale est réalisée, le cal est presque entièrement lignifié, et un épiderme s'est différencié dans les zones cicatricielles.

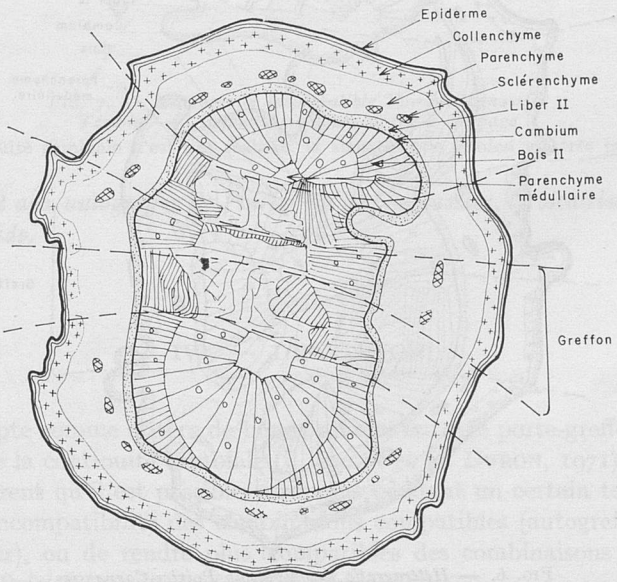


FIG. 5. — *Hétérogreffe incompatible Poirier-Cognassier*
Traitement IAA1 GA5 — Cinquante-six jours après le greffage
La structure normale d'une tige est à peu près complètement reconstituée

Cinquante-six jours après le greffage, le cal n'a pas encore comblé toutes les lacunes. Le cambium est continu chez toutes les unions observées. L'épiderme est entièrement subérifié, et un collenchyme s'est formé au-dessous.

Au niveau de la région médiane de la greffe.

Huit jours après le greffage, on observe seulement un début de prolifération des tissus corticaux, au voisinage des régions blessées.

Quatorze jours après le greffage, un cal important s'est développé par prolifération des tissus corticaux et du cambium. Seules subsistent quelques lacunes de taille réduite. La continuité cambiale n'est pas encore réalisée (deux points de jonction sur quatre), mais le cal commence cependant à se lignifier. L'accroissement diamétral du greffon a été un peu supérieur à celui du porte-greffe. L'épiderme commence à se différencier dans les zones blessées.

Vingt-cinq jours après le greffage, il subsiste toujours des lacunes. Le cambium est encore discontinu et il a conféré au porte-greffe un accroissement nettement moins important qu'au greffon. La lignification du cal s'est accentuée et des vaisseaux s'y sont différenciés. La reconstitution de l'épiderme est achevée, ainsi que sa subérification.

Cinquante-six jours après le greffage, la prolifération du cal n'a toujours pas été suffisante pour combler tous les espaces entre le greffon et le porte-greffe. La continuité cambiale n'est pas réalisée (deux points de jonction sur quatre, en général), et la différenciation du cambium dans le cal tend à séparer le greffon du porte-greffe. Un collenchyme commence à apparaître sous l'épiderme néoformé (fig. 6).

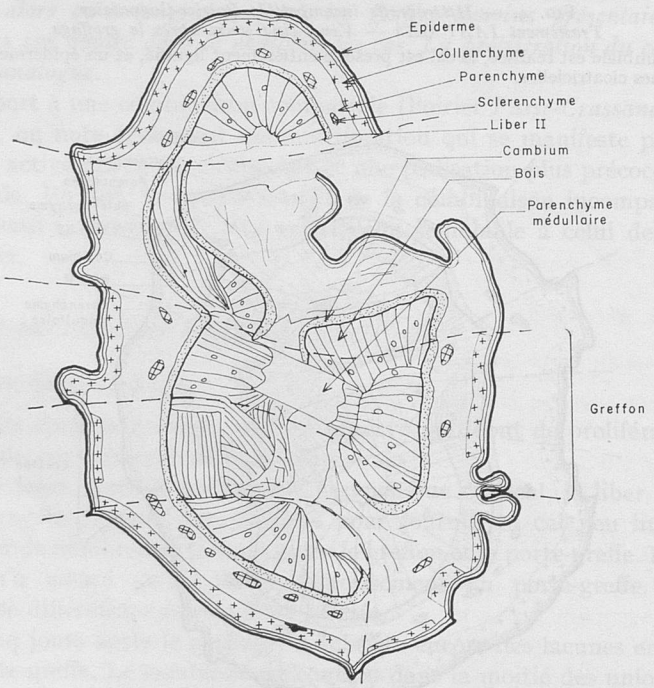


FIG. 6. — *Hétérogreffe incompatible Poirier-Cognassier*
Traitement IAA5 GA1 — Cinquante-six jours après le greffage
La continuité cambiale n'est pas réalisée, la structure de l'union est très perturbée. Le développement du cal est anarchique.

Par rapport aux combinaisons des mêmes génotypes n'ayant reçu aucune application de substances de croissance, on ne constate pas de différence importante (fig. 7). *Par contre, le processus d'union est beaucoup moins satisfaisant qu'avec le traitement IAA1-GA5 puisque l'on ne peut pas obtenir la continuité cambiale même cinquante-six jours après le greffage.*

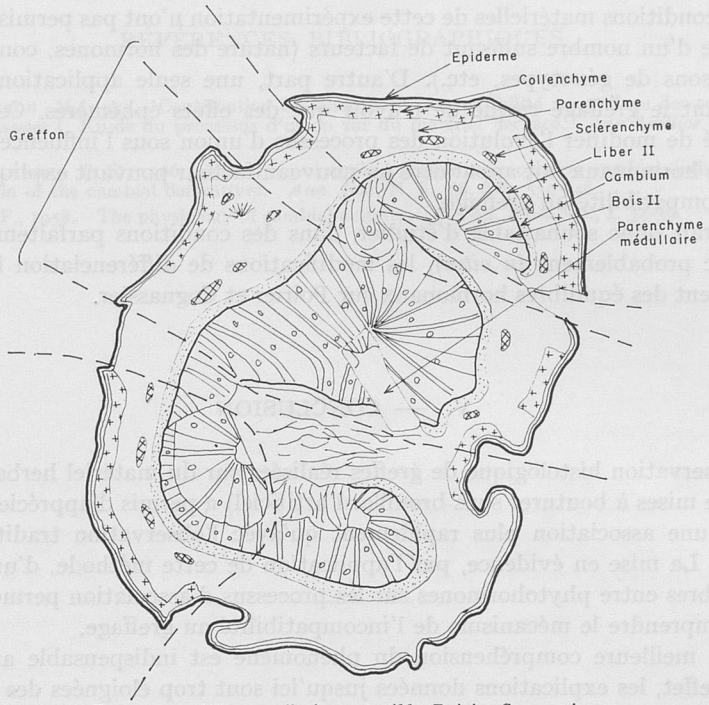


FIG. 7. — *Hétérogreffe incompatible Poirier-Cognassier*
Témoin — Cinquante-six jours après le greffage
La continuité cambiale n'est pas réalisée, la structure de l'union est très perturbée

Par rapport aux autogreffes de Poirier ou de Cognassier, la cicatrisation est nettement moins rapide.

IV. — DISCUSSION

Si l'on adopte comme critère de bonne affinité entre le porte-greffe et le greffon la réalisation de la continuité cambiale (C. BRIAN et M. DURON, 1971), les résultats rapportés montrent qu'il est possible, au moins pendant un certain temps, de faire évoluer vers l'incompatibilité des combinaisons compatibles (autogreffes de Poirier et de Cognassier), ou de rendre plus compatibles des combinaisons de génotypes incompatibles (Poirier *Duc de Bordeaux* et Cognassier).

DIGBY et WAREING (1966) avaient déjà montré que des équilibres entre auxine et gibbérelline, appliqués à des cultures de tissus de végétaux ligneux, modifiaient

la différenciation des tissus dérivés du cambium. Puisque la manifestation la plus constante de l'incompatibilité entre le Poirier et le Cognassier semble être l'interruption de la continuité cambiale et les anomalies de différenciation qui en résultent, on peut penser que les équilibres hormonaux déterminés au niveau de la greffe par la juxtaposition des deux partenaires permettent, ou au contraire empêchent, la différenciation normale du cambium d'abord, des tissus qui en dérivent ensuite.

Les conditions matérielles de cette expérimentation n'ont pas permis d'examiner l'influence d'un nombre suffisant de facteurs (nature des hormones, concentrations, combinaisons de génotypes, etc.). D'autre part, une seule application hormonale juste avant le greffage risque de n'avoir que des effets éphémères. Cependant, la possibilité de modifier l'évolution des processus d'union sous l'influence de certains équilibres hormonaux fait apparaître un nouveau facteur pouvant expliquer certains cas d'incompatibilité au greffage.

Il serait donc souhaitable d'étudier, dans des conditions parfaitement contrôlées (donc probablement *in vitro*), les modifications de différenciation histologique qu'induisent des équilibres hormonaux sur Poirier et Cognassier.

V. — CONCLUSION

L'observation histologique de greffes réalisées sur du matériel herbacé (pousses de l'année mises à bouturer sous brouillard artificiel) a permis d'apprécier la compatibilité d'une association plus rapidement qu'avec l'observation traditionnelle en pépinière. La mise en évidence, par l'application de cette méthode, d'une influence des équilibres entre phytohormones sur les processus d'association permet d'espérer mieux comprendre le mécanisme de l'incompatibilité au greffage.

Cette meilleure compréhension du phénomène est indispensable au sélectionneur. En effet, les explications données jusqu'ici sont trop éloignées des effets génétiques primaires pour qu'une étude de leur hérédité soit entreprise, ce qui empêche leur utilisation dans l'élaboration rationnelle des programmes de sélection.

Reçu pour publication en décembre 1971.

SUMMARY

STUDY OF THE PEAR-QUINCE-GRAFT INCOMPATIBILITY

II. — MODIFICATIONS OF THE UNION PROCESS

BY GROWTH SUBSTANCES APPLIED TO HERBACEOUS MATERIAL

Using the graft technique for herbaceous material described in a previous paper, the effect of two hormonal equilibriums, IAA 100 mg/l - GA_3 500 mg/l and IAA 500 mg/l - GA_3 100 mg/l, on the evolution of combinations differing in the degree of compatibility of the two associated genotypes was studied.

Compared with control autografts Pera-Pera and Quince-Quince which received no growth substance, the cambial continuity is established faster with IAA 100-GA_3 500 treatment and slower with IAA 500-GA_3 100. Likewise, the differentiation of new tissue in the callus is speeded up by the first hormonal combination and slowed down by the second.

Compared with incompatible Pear-Quince combinations which received no growth substance, the application of IAA 100 - GA_3 500 very clearly improves the union process, allowing the establishment of cambial continuity as rapidly as with autografts. IAA 500 - GA_3 100 treatment, on the other hand, did not improve the union process at all : the combination retained all the characteristics of incompatiblity.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Brian C., Duron M., 1971. Contribution à l'étude de l'incompatibilité au greffage des combinaisons Poirier-Cognassier.I. Étude du processus d'union sur du matériel herbacé. *Ann Amélior. Plantes*, **21**, 445-463.

Digby J., Wareing P. F., 1966. The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives. *Ann. Bot.*, N. S., **30**, 119, 539-648.

Wareing P. F., 1958. The physiology of cambial activity. *J. Inst. Wood Sci.*, **1**, 34-32.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (1), 95-108.

INFLUENCE DE DIFFÉRENTS FACTEURS SUR LA RHIZOGÉNÈSE DU PÊCHER × AMANDIER GF 677

H. DAMAVANDY-KOZAKONANE (1) et Ch. GRASSELLY

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,
33 - Pont-de-la-Maye

RÉSUMÉ

L'hybride Pêcher × Amandier *INRA GF 677*, porte-greffe du Pêcher, a fait l'objet de plusieurs essais ayant pour but l'amélioration de la technique de multiplication végétative par bouturage hivernal.

Le premier de ces essais confirme l'effet bénéfique de l'acide indole butyrique, utilisé à 1 000 p.p.m., allié au thirame à 25 p. 100 ou au captane à 10 ou 25 p. 100. Ces fongicides possèdent, outre leur rôle de désinfectant, une fonction rhizogène propre.

L'observation du débourrement des bourgeons situés sur des boutures de l'hybride prélevées de l'automne au printemps, à période régulière, permet de constater une relation entre l'entrée en végétation des bourgeons et l'enracinement des boutures.

Enfin, le lavage à l'eau courante à la température de 25°C de la base des boutures, pendant une durée égale ou supérieure à deux heures précédant le traitement par l'AIB, améliore très significativement l'enracinement : ce lavage entraînant probablement des substances inhibitrices hydrosolubles.

Mots clés : *Amandier, bouturage, hybrides interspécifiques, Pêcher, substances de croissance.*

INTRODUCTION

Le clone hybride Pêcher × Amandier *INRA GF 677* est utilisé comme porte-greffe du Pêcher dans les sols calcaires. Il est actuellement multiplié végétativement par bouturage herbacé sous brouillard par les pépiniéristes. Le bouturage hivernal en pleine terre de rameaux ligneux n'est pas utilisé en raison du faible pourcentage d'enracinement qu'il permet d'obtenir. Cependant c'est un procédé techniquement plus simple et plus économique (pour les multiplicateurs) que le bouturage herbacé

(1) Docteur Ingénieur, Faculté d'Agronomie de Tabriz (Iran).

et c'est pour cette raison que plusieurs essais ont été entrepris depuis plusieurs années en vue d'améliorer cette méthode de multiplication.

Trois points ont été choisis dans cette étude :

— influence de deux substances rhizogènes synthétiques et de deux fongicides sur l'enracinement des boutures ;

— influence de la levée de dormance des bourgeons sur la formation des racines ;

— mise en évidence de substances inhibitrices et amélioration de l'enracinement par lavage de la base des boutures.

I. — INFLUENCE DE DEUX SUBSTANCES SYNTHÉTIQUES ET DES FONGICIDES

Les boutures sont constituées par des portions de 20 cm de rameaux d'un an, prélevées en novembre sur des pieds mères spécialement conduits.

L'essai est de type split-split-plot composé pour chacune des deux auxines de cinq répétitions × huit concentrations d'auxines × cinq traitements fongicides. Chaque parcelle élémentaire comprend 15 boutures

Pour l'acide indole butyrique (AIB) et l'acide naphtalène acétique (ANA) les dosages suivants ont été utilisés (p.p.m. = partie par million) :

Témoin
100 p.p.m.
500 p.p.m.
1 000 p.p.m.
2 000 p.p.m.
4 000 p.p.m.
7 000 p.p.m.
10 000 p.p.m.

Les concentrations sont obtenues par dissolution dans l'alcool à 90° suivie d'un mélange à l'eau distillée. Le traitement se fait par trempage de la base des boutures dans la solution pendant cinq secondes. Après égouttage, le traitement par les fongicides est effectué par trempage de la base des boutures dans la poudre constituée par les fongicides additionnés de talc.

Cinq traitements de fongicides sont utilisés.
Témoin (1 témoin avec talc pur — un témoin sans talc).
Captane à 10 p. 100 de matière active.
Captane à 25 p. 100 de matière active.
Thirame à 10 p. 100 de matière active.
Thirame à 25 p. 100 de matière active.

Dans cet essai comme dans tous les autres, l'analyse statistique a été effectuée sur les pourcentages de reprise et par transformation de ces pourcentages en arc sinus.

A. — *Résultats des essais auxine*

1. *Avec AIB.*

L'enracinement des boutures sur les lots témoins est pratiquement nul, le pourcentage s'améliore progressivement à partir de la dose de 100 p.p.m. jusqu'à celle de 1 000 p.p.m. pour atteindre 17,6 p. 100, il diminue ensuite rapidement, et avec la dose de 10 000 p.p.m. retombe au niveau du témoin (tabl. 1).

TABLEAU I

Reprise (1) *au bouturage des boutures de l'hybride* GF 677 *avec différentes doses d'auxine* (en novembre)

Concentration en p.p.m.	Pourcentages d'enracinement obtenus	
	avec AIB	avec ANA
0	1,9	2,4
100	4,0	4,0
500	12,5	6,4
1 000	17,6	8,0
2 000	15,5	7,2
4 000	8,5	0,8
7 000	8,7	0,8
10 000	1,6	0
Moyennes Pp.d.s. : 2,0	8,2	3,7

(1) La reprise au bouturage correspond au nombre de boutures ayant raciné et ayant ensuite donné dans l'année une tige. Ce chiffre est généralement inférieur à l'enracinement proprement dit ; en effet un certain nombre de boutures, après avoir émis quelques racines, dépérissent pour des raisons diverses.

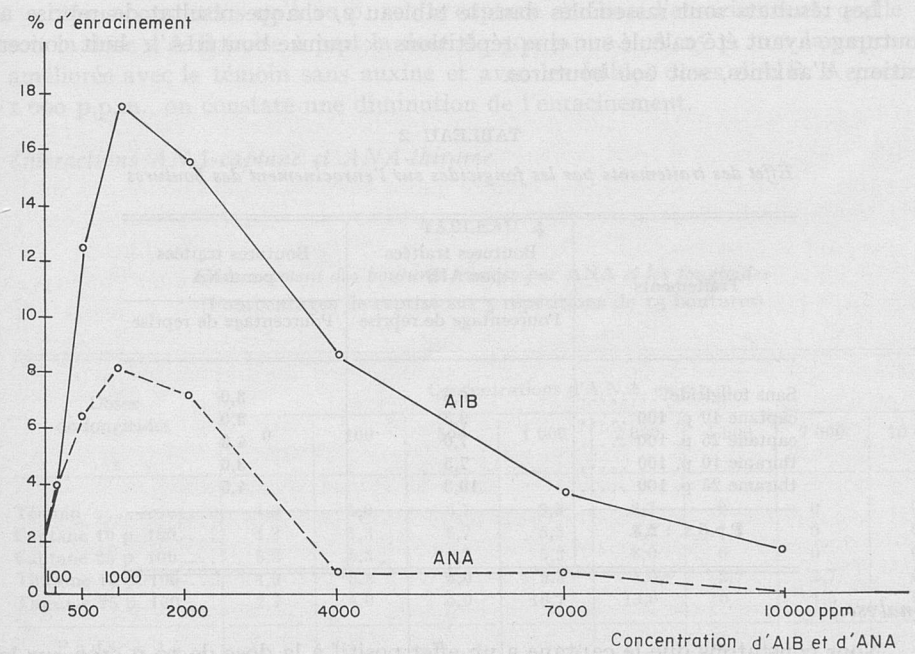


FIG. 1. — *Comparaison de l'influence de deux auxines utilisées à différentes concentrations sur l'enracinement des boutures*

2. *Avec ANA.*

Dans l'ensemble les résultats obtenus avec cette auxine sont très inférieurs à ceux observés avec AIB. On remarque même un effet dépressif par rapport au témoin à partir de 4 000 p.p.m. (fig. 1).

Analyse et discussion.

La différence entre résultats observés pour les deux auxines confirme les travaux réalisés par HARTMANN (1968), FIORINO (1968), HERMAN (1968), qui montrent sur différentes espèces du genre *Prunus* la supériorité de l'AIB sur l'ANA.

Avec l'ANA, la courbe des pourcentages d'enracinement est assez parallèle à celle obtenue avec l'AIB, le meilleur résultat est obtenu avec la dose de 1 000 p.p.m., mais la courbe décroît cependant beaucoup plus rapidement. A 4 000 p.p.m. d'ANA, l'enracinement est inférieur à celui obtenu avec le témoin. GAUTHERET, sur *Helianthus*, a également montré en 1969 la supériorité de l'AIB sur l'ANA, il semble donc que d'une manière générale l'AIB permette une plus grande amélioration de la rhizogenèse et soit en même temps d'une plus grande souplesse d'utilisation puisque de 500 p.p.m. à 4 000 p.p.m. les résultats sont très supérieurs au témoin.

B. — *Résultats avec les fongicides*

Ces essais avaient été entrepris en vue de préciser certaines observations effectuées par M. CHAUDHRI qui avait montré l'effet bénéfique du thirame à 10 p. 100 sur l'enracinement et celles de HARTMANN qui avait observé un effet similaire avec le captane à 25 p. 100.

Les résultats sont rassemblés dans le tableau 2, chaque résultat de reprise au bouturage ayant été calculé sur cinq répétitions × quinze boutures × huit concentrations d'auxines, soit 600 boutures.

TABLEAU 2

Effet des traitements par les fongicides sur l'enracinement des boutures

Traitements	Boutures traitées par AIB	Boutures traitées par ANA
	Pourcentage de reprise	Pourcentage de reprise
Sans fongicide.....	6,6	3,0
captane 10 p. 100	9,3	3,0
captane 25 p. 100	7,0	4,3
thirame 10 p. 100	7,5	3,6
thirame 25 p. 100	10,3	4,5
P.p.d.s. : 2,3		

Analyse.

Nous constatons que le captane a un effet positif à la dose de 10 p. 100 sur les boutures traitées par l'AIB, à la dose de 25 p. 100 la différence avec le témoin

n'est pas significative. Avec le thirame, nous constatons qu'à 10 p. 100 l'amélioration par rapport au témoin est assez faible, par contre à 25 p. 100 l'amélioration est plus sensible.

Interactions AIB - captane et AIB - thirame.

TABLEAU 3

Enracinement des boutures traitées par AIB et les fongicides
(Pourcentages de reprise sur 5 répétitions de 15 boutures)

Doses de fongicides	Concentrations d'AIB en p.p.m.							
	0	100	500	1 000	2 000	4 000	7 000	10 000
Témoin 0	0	0	12	14,7	17,3	5,3	2,7	1,3
Captane 10 p. 100....	0,7	2,7	5,3	24,0	22,7	10,7	6,7	2,7
Captane 25 p. 100....	4	6,7	14,7	6,7	10,7	10,7	1,3	1,3
Thirame 10 p. 100 ...	1,3	8	14,7	20	12	1,3	2,7	0
Thirame 25 p. 100 ...	4	2,7	16	22,7	14,7	14,7	5,3	2,7
P.p.d.s. : 2,4.								

Analyse.

Nous constatons qu'à 10 p. 100 le captane améliore l'enracinement, quelle que soit la dose d'AIB (mise à part la dose de 500 p.p.m.). A 25 p. 100 la reprise est améliorée avec le témoin sans auxine et avec les faibles doses d'AIB. A partir de 1 000 p.p.m., on constate une diminution de l'enracinement.

Interactions ANA-captane et ANA-thirame.

TABLEAU 4

Enracinement des boutures traitées par ANA *et les fongicides*
(Pourcentages de reprise sur 5 répétitions de 15 boutures)

Doses de fongicides	Concentrations d'A.N.A. en p.p.m.							
	0	100	500	1 000	2 000	4 000	7 000	10 000
Témoin	1,3	4,0	6,7	9,3	2,7	0	0	0
Captane 10 p. 100....	1,3	1,3	6,7	5,3	8,0	1,3	0	0
Captane 25 p. 100....	5,3	5,3	10,7	5,3	8,0	0	0	0
Thirame 10 p. 100 ...	1,3	5,3	4,0	9,3	4,0	2,7	2,7	0
Thirame 25 p. 100 ...	2,7	4,0	4,0	10,7	13,0	0	1,3	0
P.p.d.s. = 1,4								

Analyse.

A la dose de 10 p. 100 le captane améliore l'enracinement des boutures traitées à 2 000 p.p.m. et 4 000 p.p.m. d'A. N. A. par rapport au témoin sans captane. A 25 p. 100, le captane a un effet significativement supérieur aussi bien par rapport au témoin sans captane que par rapport au captane à 10 p. 100 (seulement sur les faibles doses d'auxines).

A la dose de 10 p. 100 le thirame a un effet assez comparable au captane à la même dose. A 25 p. 100, le thirame améliore la reprise jusqu'à 2000 p. p. m. d'ANA, des doses plus élevées d'ANA sont préjudiciables à l'enracinement.

Conclusion.

L'action des fongicides se manifeste différemment selon les auxines employées. Avec l'AIB les fongicides semblent se comporter comme des substances possédant un effet identique à celui de l'auxine, les effets des fongicides et de l'AIB semblent s'additionner. Avec l'ANA, les fongicides semblent atténuer l'effet dépressif des fortes concentrations sur l'enracinement. On constate enfin que dans les conditions de l'essai et par rapport aux parcelles témoins n'ayant pas reçu de traitement auxinique, les fongicides ont un effet rhizogène certain qui ne semble pas dû à la seule action du support sur les micro-organismes, mais à un effet rhizogène propre.

II. — INFLUENCE DE L'ÉPOQUE DE PRÉLÈVEMENT ET DU DÉBOURREMENT DES BOURGEONS SUR L'ENRACINEMENT

La relation entre la possibilité d'enracinement des boutures et l'époque de prélèvement a été recherchée empiriquement depuis longtemps. Van der Leck (1925) et Harada et Nakayama (1959) ont montré que la suppression des bourgeons inhibait la formation des racines sur les boutures et que, par contre, l'enracinement le plus abondant se produisait au moment de l'entrée en végétation des bourgeons.

Fadl en 1967 travaillant avec Hartmann à Davis a étudié sur Poirier l'influence exercée par l'état de dormance des bourgeons sur l'enracinement des boutures, en analysant les changements saisonniers des teneurs en stimulateurs et inhibiteurs. Il a observé que la levée de dormance était accompagnée d'une diminution des inhibiteurs et d'un accroisement des substances rhizogènes.

Matériel et méthode

De l'automne 1968 au printemps 1969, des boutures ont été prélevées tous les 10 jours sur des pieds mères âgés de 4 ans. Sur les rameaux d'un an, deux boutures de 17 cm ont été prélevées ; entre ces deux boutures, une fraction de rameau de 3 cm portant un œil est prélevée pour l'étude, en chambre climatisée, de la dormance.

Cette étude est effectuée selon la méthode de Pouget adaptée par Monet. Pour notre part, nous avons utilisé comme support le sable blanc lavé, et mastiqué la surface de la section supérieure des « boutures à un œil ». Ces dernieres sont placées sur le sable humide à 20°C et leur débourrement est observé quotidiennement.

Les boutures normales sont préparées par lots de vingt-cinq, plantées en serre sur du sable pur de rivière, la température varie entre 20 et 25°C, les boutures sont enfoncées de 12 cm, deux bourgeons se trouvent hors du sable.

Le dispositif de type split-plot comprend, outre les différentes dates de prélèvement, une dose d'auxine (1 000 p.p.m. d'AIB) et une partie témoin sans auxine.

Résultats

Nous constatons :

a) Une période de faible possibilité d'enracinement avec les prélèvements effectués du 14 au 25 novembre. Les pourcentages d'enracinements évoluent de 11 à 18 p. 100 chez les boutures traitées par AIB et de 0 à 2 p. 100 sur les boutures non traitées.

b) Une période de forte possibilité d'enracinement entre le 16 décembre et le 26 janvier avec un pourcentage d'enracinement de 25 p. 100 chez les boutures traitées et 10 p. 100 chez les boutures non traitées.

c) Une période où les possibilités d'enracinement décroissent très rapidement.

Les résultats observés chez les boutures traitées et non traitées sont assez parallèles. Si nous examinons les observations de débourrement des bourgeons des boutures en serre, nous constatons que les pourcentages observés peuvent être classés en trois groupes correspondant aux trois périodes précédemment citées.

a) Du 14 octobre au 25 novembre, le débourrement est très faible, il correspond à la période de dormance de l'hybride Amandier × Pêcher.

b) Du 18 décembre au 16 janvier, le débourrement est actif et les pourcentages de débourrement des boutures varient entre 47 et 58 p. 100.

c) A partir du 26 janvier, le débourrement est très actif puisque la dormance est effectivement levée.

Notons que ces résultats concordent avec ceux observés par ailleurs sur le débourrement des bourgeons de « boutures à un œil » placées en chambre climatisée à 20° C.

Nous pouvons donc constater, pendant la première période, que le débourrement est très réduit et que l'enracinement est assez faible.

Au contraire, du 16 décembre au 26 janvier, nous observons des pourcentages plus élevés d'enracinement, en même temps que le débourrement qui se généralise traduit une activité des bourgeons. Il semble donc que les substances élaborées par les bourgeons après la levée de dormance puissent jouer un rôle favorable dans la rhizogenèse.

Par la suite, à partir du 6 février, on constate que malgré un débourrement intense les enracinements décroissent. A cette époque, la dormance étant levée, on assiste à un débourrement rapide, la sortie des jeunes feuilles provoque par évaporation une perte en eau et matières de réserves non compensée par une absorption, ce déséquilibre hydrique et nutritif provoque le dessèchement des boutures.

En résumé, nous constatons qu'il existe, à une certaine époque, une conjonction favorable de plusieurs facteurs : état de la dormance, taux et vitesse de débourrement ; si à ce moment nous faisons intervenir des doses bien définies d'une substance rhizogène telle que l'AIB nous obtenons un résultat élevé.

III. — MISE EN ÉVIDENCE DE SUBSTANCES INHIBITRICES ET AMÉLIORATIONS DE L'ENRACINEMENT PAR LAVAGE DES BOUTURES

R. David et Broquedis ont réussi, par lavage de la base de boutures de Pin maritime, à favoriser l'émission de racines par élimination de substances inhibitrices. Hartmann constate également, sur poiriers racinant mal, la présence d'inhibiteurs. L'essai suivant a été entrepris en 1969 afin de vérifier cette hypothèse chez l'hybride Amandier × Pêcher et améliorer ainsi son enracinement.

Technique et méthodes

Des boutures de rameau de un an, longues de 20 cm, sont maintenues verticalement dans des bacs et les 5 cm de leur base sont lavés à l'eau courante à différentes températures pendant des durées variables.

Températures : 15°C, 25°C, 35°C.
Durées : témoin, 1/2 heure, 2 heures, 24 heures.

La base des boutures n'appuie pas sur le fond du bac afin de ne pas gêner la circulation de l'eau autour de la coupe.

A ces traitements de températures et de durées sont combinés trois traitements d'auxines et de fongicides :

Témoin sans auxine ni fongicide.
1 000 p.p.m. d'AIB + thirame 10 p. 100.
4 000 p.p.m. d'AIB + thirame 10 p. 100.

Ces traitements étaient appliqués après lavages et après que les boutures aient été essorées. L'ensemble de ces traitements était disposé selon un schéma de split-plot à 25 boutures par parcelle élémentaire.

Résultats

L'appréciation des enracinements est effectuée par comptage des boutures ayant poussé pendant l'année 1969.

TABLEAU 5

Pourcentages de reprise des boutures en fonction des différentes températures et des durées de lavage.

Durées	Températures de l'eau de lavage			Moyennes
	15°C	25°C	35°C	
Témoin sans lavage ..	10,3	10,7	10,7	10,6
1/2 heure	10	13,7	11,7	11,8
2 heures	10	21,3	20,7	17,3
24 heures	11	29,7	17,7	19,4
Moyennes	10,3	18,8	15,2	14,8
P.p.d.s. : 3,1				

Analyse.

L'observation de ce tableau permet de tirer les conclusions suivantes :

1. *Effet du lavage.*

L'étude statistique montre que les résultats exprimés sous forme de pourcentage sont significativement différents. Ils montrent l'effet bénéfique du lavage sur l'enracinement.

2. *Effet de la durée.*

Nous constatons que la durée de 24 heures amène une amélioration très nette par rapport au témoin et à la durée de 1/2 heure, et légèrement supérieure mais non significative à la durée de deux heures.

3. *Effet de la température.*

Nous constatons que le lavage à 15°C n'améliore pas l'enracinement par rapport au témoin non lavé. Il est possible qu'à cette température les substances inhibitrices ne soient pas dissoutes et éliminées. A 25°C on constate après le lavage une très nette augmentation du nombre de boutures reprises.

4. *Effet des différentes doses d'auxines.*

Les deux doses d'AIB appliquées après le lavage entraînent des différences importantes.

TABLEAU 6

Effet des différentes doses d'AIB appliquées sur les boutures après lavage

Traitements	Différentes doses d'A.I.B. et de thirame à 10 %			Moyennes (%)
	Témoin sans A.I.B., sans thirame	A.I.B. 1 000 p.p.m. + thirame 10 %	A.I.B. 4 000 p.p.m. + thirame 10 %	
Témoin non lavé.	1	18,3	12,3	10,4
Ensemble des boutures lavées	3,2	21,0	24,3	16,1

Nous constatons que par rapport aux boutures non traitées, les boutures traitées montrent un pourcentage de reprise très supérieur. Chez les boutures lavées, on n'observe pas de différence significative entre les deux doses d'auxines. On peut voir dans cette observation la conséquence d'une élimination par l'eau de lavage, en même temps que des substances inhibitrices, de substances rhizogènes; en conséquence, l'apport de l'auxine doit être effectué à une concentration plus élevée. Nous avions vu dans l'essai des différentes concentrations que, sans lavage, la dose de 4 000 p.p.m. se montrait trop élevée et son incidence sur l'enracinement était très

inférieure à celle donnée par la dose de 1 000 p.p.m. (ce qui est très net dans le même tableau sur le témoin non lavé).

5. *Interaction entre durées de lavage et doses d'auxines.*

On constate dans le tableau suivant chez les boutures traitées par AIB (surtout à la concentration de 4 000 p.p.m.) que les pourcentages d'enracinement progressent en même temps que les durées de lavage (ces pourcentages sont calculés sur l'ensemble des boutures traitées aux trois températures).

TABLEAU 7

Interaction durées de lavage et doses d'auxines sur le pourcentage de reprise des boutures

Durées de lavage	Différentes doses d'A.I.B. en p.p.m. et thirame à 10 %		
	Témoin sans auxine sans thirame	A.I.B. 1 000 p.p.m. + thirame 10 %	A.I.B. 4 000 p.p.m. + thirame 10 %
0 heure	1	18,3	12,3
1/2 heure	2	15,7	17,7
2 heures	4,7	21,7	25,7
24 heures	3	25,7	29,7

6. *Interaction entre durées de lavage et températures de l'eau.*

A la température de 25°C qui paraît la plus favorable, nous constatons que: l'accroissement du pourcentage de reprise est parallèle à l'augmentation de la durée puisque le pourcentage passe de 13,7 pour une durée d'une demi-heure à 21,3 pour une durée de deux heures (voir tabl. 5 et fig. 2).

A 35°C, après une augmentation assez semblable jusqu'à la durée de deux heures, on observe une diminution de l'enracinement après le lavage de vingt-quatre heures. Il est possible que l'eau, chauffée à cette température, entraîne en même temps que les substances inhibitrices, des substances rhizogènes naturelles également hydrosolubles ou encore que cette température ait un effet néfaste sur les tissus des boutures lorsque la durée du traitement est longue.

7. *Interaction entre les températures de l'eau de lavage et les concentrations d'auxines* (tabl. 8).

Nous constatons que les boutures n'ayant reçu aucune dose d'auxine montrent une progression de leur pourcentage de reprise qui passe de 1,5 p. 100 à 10°C à 4 p. 100 à 25°C. A 35°C le pourcentage est légèrement inférieur comme avec les deux concentrations d'auxine. Nous ne constatons pas de différence significative entre les pourcentages de reprise des boutures traitées par 1 000 et 4 000 p.p.m.

Analyse et discussion (fig. 2).

Le lavage à l'eau courante à 25°C de la base des boutures, suivi d'un trempage dans l'auxine favorise la formation des racines puisque le pourcentage de boutures

TABLEAU 8

Interaction entre les températures de l'eau de lavage et les concentrations d'auxines

Température de lavage (°C)	Différentes doses d'A.I.B. et fongicide			
	Témoin : 0 AIB 0 thirame	AIB 1 000 p.p.m. thirame 10 p. 100	AIB 4 000 p.p.m. thirame 10 p. 100	Moyennes
15	1,5	14,25	15,25	10,33
25	4	25,0	27,5	18,83
35	2,5	21,75	21,25	15,16
Moyennes	2,66	20,33	21,33	14,77

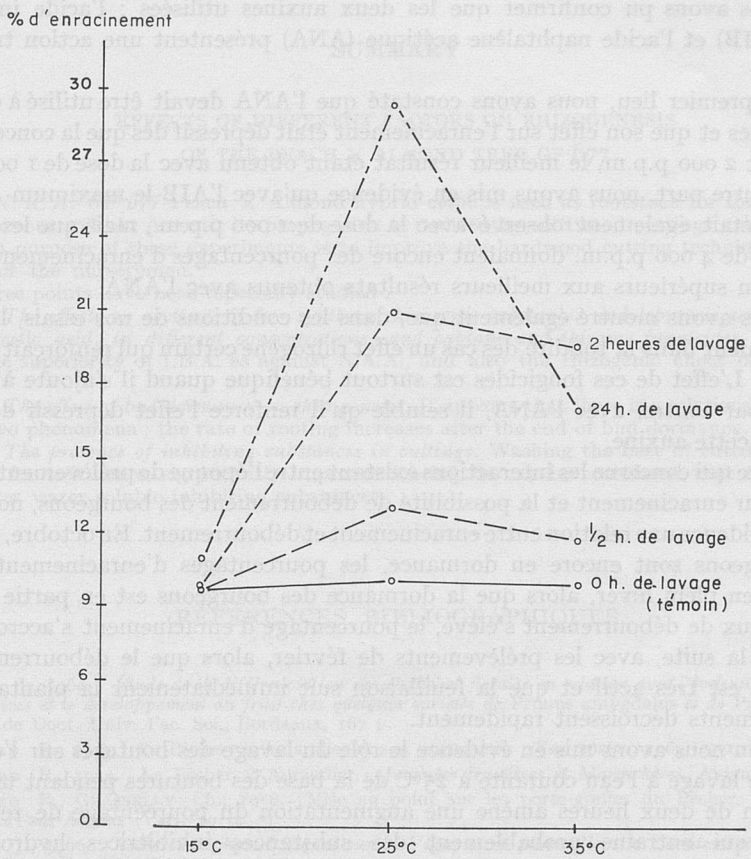


FIG. 2. — *Effet des durées de lavage en fonction de la température sur l'enracinement des boutures sur l'Amandier × Pêcher GF 677*

« reprises » un an après la plantation est significativement supérieur. On peut donc estimer que ce lavage a entraîné des substances inhibitrices hydrosolubles comme l'avait déjà signalé R. DAVID. Ces résultats obtenus sur Pêcher × Amandier ont du reste été confirmés la même année par des résultats parallèles quoique plus faibles observés avec la variété d'Amandier *Ferragnès*, qui avait été bouturée dans un essai similaire.

On peut conclure que la température d'environ 25°C et les durés de lavage de deux et de vingt-quatre heures améliorent très sensiblement l'enracinement des boutures de l'hybride Pêcher × Amandier *INRA GF 677*.

L'utilisation de cette technique du lavage permet d'enregistrer une amélioration que l'on peut chiffrer dans les conditions de l'essai à 54 p. 100 par rapport au témoin non lavé.

CONCLUSION

Nous avons pu confirmer que les deux auxines utilisées : l'acide indolbutyrique (AIB) et l'acide naphtalène acétique (ANA) présentent une action très différente.

En premier lieu, nous avons constaté que l'ANA devait être utilisé à des doses très faibles et que son effet sur l'enracinement était dépressif dès que la concentration dépassait 2 000 p.p.m, le meilleur résultat étant obtenu avec la dose de 1 000 p.p.m.

D'autre part, nous avons mis en évidence qu'avec l'AIB le maximum d'enracinement était également observé avec la dose de 1 000 p.p.m., mais que les doses de 2 000 et de 4 000 p.p.m. donnaient encore des pourcentages d'enracinement de boutures bien supérieurs aux meilleurs résultats obtenus avec l'ANA.

Nous avons montré également que, dans les conditions de nos essais, les fongicides avaient dans la totalité des cas un effet rhizogène certain qui renforçait l'effet de l'auxine. L'effet de ces fongicides est surtout bénéfique quand il s'ajoute à celui de l'AIB ; par contre, avec l'ANA, il semble qu'il renforce l'effet dépressif des fortes doses de cette auxine.

En ce qui concerne les interactions existant entre l'époque de prélèvement des boutures, leur enracinement et la possibilité de débourrement des bourgeons, nous avons mis en évidence une relation entre enracinement et débourrement. En octobre, alors que les bourgeons sont encore en dormance, les pourcentages d'enracinement restent faibles ; en plein hiver, alors que la dormance des bourgeons est en partie levée et que le taux de débourrement s'élève, le pourcentage d'enracinement s'accroît.

Par la suite, avec les prélèvements de février, alors que le débourrement des boutures est très actif et que la feuillaison suit immédiatement la plantation, les enracinements décroissent rapidement.

Enfin nous avons mis en évidence le rôle du lavage des boutures sur l'enracinement : le lavage à l'eau courante à 25°C de la base des boutures pendant une durée minimum de deux heures amène une augmentation du pourcentage de reprise. Ce lavage, qui entraîne probablement des substances inhibitrices hydrosolubles, doit être suivi d'un trempage dans l'auxine à des doses égales ou légèrement supérieures à celles utilisées sans lavage.

Il semble que l'on puisse résumer ainsi l'ensemble des différents traitements qui devraient permettre au praticien d'obtenir le meilleur pourcentage d'enracinement possible en bouturage ligneux :

— prélèvement des boutures en décembre-janvier ;

— lavage de la base des boutures à l'eau à 25°C pendant une durée de 24 heures;

— après essorage, traitement par l'AIB à 4 000 p.p.m. + thirame à 10 p. 100.

Il faut signaler qu'en raison du grand développement des boutures dans la saison qui suit le bouturage, ces boutures devraient être greffées dans le mois de septembre qui suit leur bouturage. Pour cette raison, la plantation des boutures doit être effectuée à des écartements permettant le greffage.

Cette technique n'est pas destinée à remplacer la multiplication herbacée sous brouillard ; elle devrait permettre aux praticiens ne disposant pas de cette installation de multiplier le porte-greffe Pêcher × Amandier.

Reçu pour publication en septembre 1971.

SUMMARY

EFFECTS OF DIFFERENT FACTORS ON RHIZOGENESIS OF THE PEACH × ALMOND TREE GF 677

I. N. R. A. GF 677 Peach × Almond hybrid clone is used as rootstock for the Peach tree on calcareous soil. At present, its propagation is realized by solftwood cuttings under mist.

The purpose of these experiments is to improve the hardwood cutting technique which is easier for the nurserymen.

Three points have been especially studied :

— *The effect, on rooting, of two synthetic rhizogenic substances, indolebutyric acid and naphtalene acetic acid, in different concentrations, and captane and thirame fungicides.* The results show the superiority of I.B.A. as against N.A.A., and also the rhizogenic effect of the fungicides.

— *The effect of bud dormancy on rhizogenesis.* It appears that there is a relationship between these two phenomena ; the rate of rooting increases after the end of bud dormancy.

— *The presence of inhibiting substances in cuttings.* Washing the base of cuttings in water at 25°C for two hours, significantly improves rooting. It can be considered that this washing eliminates water soluble inhibiting substances.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

APESSOS J., 1962. *Étude de la différenciation des ébauches florales en relation avec l'évolution des pousses végétatives et le développement du fruit chez quelques variétés de* Prunus amygdalus *et de* Prunus persica. Thèse de Doct. Univ. Fac. Sci., Bordeaux, 167 p.

BERNHARD R., 1949. Le Pêcher × Amandier et son utilisation. *Rev. hortic.*, 2164, 97-101.

BERNHARD R., 1954. Le Pêcher × Amandier. *Journées fruitières et Maraichères,* Avignon, 71-86.

BERNHARD R., GRASSELLY Ch., 1958. Mise au point sur les porte-greffes du Pêcher. *Jour. Fruit.* Montfort-sur-Argens (Var), 10 p.

BOUARD J., 1966. *Recherches physiologiques sur la Vigne et en particulier sur l'aoûtement des sarments* Thèse Doct. Fac. Sci. Bordeaux, 345 p.

BOUILLÈNE R., 1952. Nature chimique des substances de croissance et rhizogenèse. 3e *Congr. intern. Phytopharm.*, **2**, 699-704.

CHADWICK L. C., 1931. Factors influencing the rooting of deciduous softwood cuttings. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **28**, 455-459.

CHAUDHRI M. K., 1966. *Étude de quelques facteurs sur la rhizogenèse chez les boutures ligneuses de plusieurs espèces du genre* Prunus. Thèse de Doct. Univ. Fac. Sci. Bordeaux, 116 p.

DAVID R., BROQUEDIS M., 1968. Réalisation du bouturage d'auxiblastes de pin maritime sans préparation préalable sur l'arbre : Différenciation de points végétatifs radiculaires sans formation de cal. *C. R. Acad. Sci., Série D*, **266**, 17, 1715-1717.

FADL M. S, HARTMANN H. T., 1967. Relationship between seasonal changes in endogenous promotors and inhibitors in pear buds and cutting bases and the rooting of pear hardwood cuttings. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **91**, 96-112.

HARTMANN H. T., HANSEN C. J., 1958. Effect of season of collecting, indolebutyric acid, and preplanting storage treatments on rooting of Marianna plum, peach and quince hardwood cuttings. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **71**, 57-66.

KESTER D. E., SARTORI E., 1966. Rooting of cuttings in populations of peach (*Prunus persica* L.), almond (*Prunus amygdalus Batsch.*) and their F_1 hybrid. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.*, **88**, 219-223.

POUGET R., 1963. *Recherches physiologiques sur le repos végétatif de la Vigne* (Vitis vinifera L.). Thèse Doct. Fac. Sci. Bordeaux, 246 p.

VIEITEZ E., VASQUEZ A., AREGES M. L., 1966. Rooting problems of chesnut cuttings. Les hormones et l'organogenèse. *Congrès et Colloques, Université de Liège*, vol. 38.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (1), 109-113.

UNE RÉSISTANCE A LA MALADIE DES RACINES LIÉGEUSES CHEZ LA TOMATE

H. LATERROT

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84 - Montfavet

RÉSUMÉ

Lycopersicon esculentum var. *cerasiforme* cv. *Espalier* possède une résistance modérée à *Pyrenochaeta lycopersici*, agent responsable de la maladie des racines liégeuses de la Tomate. Cette résistance est semi-dominante et semble être contrôlée par un gène majeur ; un programme de sélection est en cours pour l'introduire dans des lignées commerciales.

Mots clés : *Tomate, résistance,* Pyrenochaeta lycopersici.

INTRODUCTION

La sélection pour la résistance à la maladie des racines liégeuses — « Corky root » des Anglo-Saxons — provoquée par *Pyrenochaeta lycopersici* (SCHN. et GERL.) a été entreprise pour la Tomate, il y a une quinzaine d'années.

L'espèce *Lycopersicon hirsutum* possède une résistance de haut niveau. Cette espèce, en combinaison hybride avec diverses variétés de tomate, est utilisée comme porte-greffe résistant. Les programmes d'introgression de cette résistance dans des lignées cultivables, conduits en premier lieu aux Pays-Bas puis en Grande-Bretagne et en France, se heurtent à la liaison de la résistance avec des défauts de fertilité et de qualité des fruits.

L'espèce *Lycopersicon glandulosum* est également une source de résistance qui, utilisée aux Pays-Bas, a abouti à l'obtention de lignées améliorées possédant un

niveau moyen de résistance contrôlée par un seul gène faiblement dominant (HOGENBOOM, 1970).

Une autre source de résistance, trouvée dans l'espèce *Lycopersicon pimpinellifolium* (SMITH, 1965) ne semble pas avoir été introduite dans des lignées cultivables.

En 1966, en fin de culture en serre, nous avons remarqué le bon état sanitaire du système racinaire de la variété *Espalier* (1), (2), à petits fruits, du type *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme*.

L'objet de cette note est de présenter les résultats des études de comportements de cette variété en sols contaminés par *Pyrenochaeta lycopersici* et les premiers résultats obtenus en ce qui concerne l'hérédité de la résistance et la sélection entreprise pour la transférer dans des lignées à plus gros fruits.

I. — COMPORTEMENT DE LA VARIÉTÉ *ESPALIER* EN SOLS CONTAMINÉS PAR *PYRENOCHAETA LYCOPERSICI*

Faute d'une technique d'infection artificielle nous permettant de trier les plantes résistantes dans notre programme de sélection pour la résistance à la maladie des racines liégeuses à partir de *Lycopersicon hirsutum* var. *glabratum*, la sélection est conduite à la Station, en observant les racines des plantes cultivées depuis 3 mois dans un sol de serre contaminé naturellement. Deux cultures successives sont réalisées dans ce sol chaque année durant la période propice au développement de cette maladie, entre le 15 octobre et le 15 mai.

Le système racinaire des plantes est observé après arrachage et lavage à l'eau. Le système de notation adopté est comparable à celui utilisé aux Pays-Bas (HOGENBOOM, 1970). L'échelle va de 0 = aucun symptôme à 5 = système racinaire entièrement nécrosé ou liégeux.

Le comportement de la variété *Espalier* ainsi que celui des hybrides F_1 entre *Espalier* et 2 variétés sensibles au Corky root (*Goldmaker* et *Monalbo*) a été comparé à celui des variétés sensibles et à celui d'hybrides F_1 réalisés en croisant des variétés de tomate sensibles au *Pyrenochaeta lycopersici* avec *Lycopersicon hirsutum*. Les plantes étaient dispersées au hasard dans la serre. Les résultats sont rapportés dans le tableau 1.

Un essai a également été réalisé en sol très contaminé dans une serre de production de Saint-Rémy-de-Provence en hiver 1971. Trois blocs de 10 plantes de chacun des lots suivants ont été dispersés dans la serre :

Espalier
F_1 *Espalier* × *Piéralbo*
F_1 *Montfavet 63-5*, témoin de sensibilité

La moitié des plantes ont été arrachées après 3 mois de culture et l'autre moitié après 4 mois. Les résultats sont reportés dans le tableau 2.

(1) Nous savons gré à M. Francis Martin, technicien à la Station, de nous avoir fait part de cette observation.

(2) Nous nous sommes aperçu récemment que sous le nom d'*Espalier*, nous désignons en réalité la variété *Benarys Gartenfreude*, reçue en 1955 des Établissements Van Waweren et de Bres. Nous avons maintenu la dénomination *Espalier*, couramment utilisée depuis plusieurs années.

TABLEAU I

Comportement de la variété Espalier, *en sol contaminé par* Pyrenochaeta lycopersici, *dans 6 essais successifs*

Essais	Variétés ou hybrides étudiés	Nombre de plantes par classe d'attaque						
		0	1	2	3	4	5	Total
Printemps 1967	*Saint Pierre*	—	—	1	4	3	—	8
	Espalier	3	4	—	—	—	—	7
	F_1 *Goldmaker* × *Espalier*	—	4	3	1	—	—	8
	F_1 *Saint-Pierre* × *L. hirsutum*	7	—	—	—	—	—	7
Automne 1967	*Saint Pierre*	—	—	—	—	7	8	15
	Espalier	—	2	6	—	—	—	8
	F_1 *Goldmaker* × *Espalier*	—	—	—	2	3	3	8
	F_1 *Saint-Pierre* × *L. hirsutum*	22	3	—	—	—	—	25
Automne 1968	*Monalbo*	—	—	—	—	5	2	7
	Espalier	—	1	3	1	—	—	5
	F_1 *Goldmaker* × *Espalier*	—	—	1	4	—	—	5
	F_1 *Monalbo* × *Espalier*	—	—	1	4	—	—	5
	F_1 *VFN 8* × *L. hirsutum*	5	4	—	—	—	—	9
Automne 1969	*Monalbo*	—	—	—	2	13	2	17
	Espalier	—	4	5	—	—	—	9
	F_1 *Monalbo* × *Espalier*	—	—	5	1	—	—	6
	F_1 *Saint-Pierre* × *L. hirsutum*	3	6	—	—	—	—	9
Automne 1970	*Monalbo*	—	—	—	1	10	2	13
	Espalier	—	2	4	1	—	—	7
	F_1 *Monalbo* × *Espalier*	—	—	1	4	—	—	5
	F_1 *Monalbo* × *L. hirsutum*	3	—	—	—	—	—	3
Printemps 1971	*Monalbo*	—	—	—	1	11	—	12
	Espalier	—	3	4	—	—	—	7
	F_1 *Mobaci* × *L. hirsutum*	2	4	—	—	—	—	6

TABLEAU 2

Comportement de la variété Espalier *dans un sol de serre maraîchère contaminé par* Pyrenochaeta lycopersici

Durée de la culture	Variétés ou hybrides	Nombre de plantes par classe d'attaque						
		0	1	2	3	4	5	Total
3 mois	*Espalier*	—	13	2	—	—	—	15
	F_1 *Espalier* × *Piéralbo*	—	—	8	7	—	—	15
	F_1 *Montfavet 63-5*	—	—	—	10	5	—	15
4 mois	*Espalier*	—	9	6	—	—	—	15
	F_1 *Espalier* × *Piéralbo*	—	5	3	6	1	—	15
	F_1 *Montfavet 63-5*	—	—	1	8	4	2	15

II. — SÉLECTION POUR LA RÉSISTANCE A PARTIR DE LA VARIÉTÉ *ESPALIER*

Les premiers essais de comportement étant encourageants, nous avons entrepris un programme de sélection en partant d'une F_2 afin d'avoir rapidement des renseignements sur l'hérédité de la résistance et un programme d'introgression de la résistance dans la variété *Monalbo*.

La descendance F_2 du croisement *Goldmaker* × *Espalier* a été cultivée dans la serre contaminée de Montfavet, en même temps que le témoin sensible *Monalbo* dont les plantes se trouvaient dispersées dans la serre. Les résultats obtenus sont rapportés dans le tableau 3.

TABLEAU 3

Disjonction observée dans la F_2 Goldmaker × Espalier *en sol contaminé par* Pyrenochaeta lycopersici

Variétés ou descendances	Nombre de plantes par classe d'attaque						
	0	1	2	3	4	5	Total
Monalbo	—	—	—	1	10	2	13
Espalier	—	1	3	1	—	—	5
F_1 *Goldmaker* × *Espalier*	—	—	1	4	—	—	5
F_2 *Goldmaker* × *Espalier*	—	2	25	33	11	1	72

Les chevauchements constatés entre les classements de *Espalier*, des F_1 et de *Monalbo* dans les divers tableaux entraînent des difficultés pour analyser les résultats concernant la F_2 *Goldmaker* × *Espalier*. Cependant la résistance modérée semi-dominante d'*Espalier* semble être contrôlée par un gène majeur.

Nous avons étudié le comportement de la descendance de 5 plantes F_2 classées 1 ou 2, les résultats sont rapportés dans le tableau 4.

TABLEAU 4

Comportement des F_3 Goldmaker × Espalier *issues de 5 plantes classées 1 ou 2*

Variétés ou lignées	Nombre de plantes par classe d'attaque						
	0	1	2	3	4	5	Total
Monalbo	—	—	—	2	13	2	17
Espalier	—	4	5	—	—	—	9
F_1 *Monalbo* × *Espalier*	—	—	5	1	—	—	6
F_3 n° 1 plante mère notée : 1 ...	—	7	13	—	—	—	20
F_3 6 — 2 ...	—	1	7	10	2	—	20
F_3 7 — 1 ...	—	—	6	14	—	—	20
F_3 8 — 2 ...	—	—	5	9	6	—	20
F_3 10 — 2 ...	—	1	8	11	—	—	20

Les descendances de 2 plantes de la F_3 n° 1, classées 1, ont été cultivées, une plante a été sélectionnée pour ses caractères agronomiques dans chacune des 2 descendances. Deux lignées F_5 provenant de cette sélection ont été étudiées en sol contaminé, les résultats sont rapportés dans le tableau 5.

TABLEAU 5

Comportement de 2 lignées F_5 Goldmaker × Espalier

Variétés ou lignées	Nombre de plantes par classe d'attaque						
	0	1	2	3	4	5	Total
Monalbo	—	—	—	1	10	2	13
Espalier	—	2	4	1	—	—	7
F_1 *Monalbo* × *Espalier*	—	—	1	4	—	—	5
F_5 (*Goldmaker* × *Espalier*) 1-2-8	—	3	4	1	—	—	8
F_5 (*Goldmaker* × *Espalier*) 1-17-9	—	1	5	2	—	—	8

Ces lignées ne présentent pas le défaut qu'exprime fréquemment *Espalier* : la présence d'un gel vert autour des semences persistant jusqu'à la maturité des fruits. En sol sain, lorsque *Monalbo* a des fruits de 90 grammes et *Espalier* 20 g, ceux de ces lignées sont de 60 g.

Le programme de rétrocroisement entrepris tient compte des observations réalisées et fait alterner autofécondation suivie de tri en sol contaminé et rétrocroisement sur les plantes les plus résistantes.

Une expérimentation prolongée est nécessaire pour déterminer la valeur pratique de la résistance modérée issue d'*Espalier*, aussi bien à l'état homozygote qu'à l'état hétérozygote.

Reçu pour publication en octobre 1971.

SUMMARY

RESISTANCE TO CORKY ROOT IN TOMATO

In *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme*, the line *Espalier* present a relative resistance to *Pyrenochaeta lycopersici*, causal agent of tomato corky root disease. This resistance is semi-dominant and seems to be controlled by one major gene ; a program of selection is in hand to introduce it, in commercial lines.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HOGENBOOM N. G., 1970. Inheritance of resistance to corky root in tomato. *Euphytica*, **19**, 413-425.

SMITH MAXON J. W., 1965. Resistance to brown root rot. *Ann. Rep. Glasshouse Crops Res. Inst.*, p. 59.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (1), 115-125.

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

LES MÉTHODES DE CALCUL DU COEFFICIENT D'HÉRITABILITÉ EN AMÉLIORATION DES PLANTES

F. LE COCHEC

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Rennes
École nationale supérieure agronomique, I. N. R. A.,
35 - Rennes

RÉSUMÉ

Une revue bibliographique est faite des différentes manières d'estimer le coefficient d'héritabilité d'un caractère en Amélioration des Plantes, en insistant plus particulièrement sur l'intérêt et les limites de chaque méthode.

Mots clés : *héritabilité.*

L'efficacité de la sélection pour des caractères quantitatifs c'est-à-dire la facilité avec laquelle le caractère observé se transmet à la descendance dépend du système de reproduction et des effets génétiques. La sélection sera d'autant plus facile que la part de variabilité due au milieu présente dans la variabilité totale observée sera faible.

Dans ces conditions, l'héritabilité peut être définie de deux manières :

1° Au sens large elle représente la proportion de la variabilité totale observée due à la variabilité génétique. C'est le degré auquel la sélection génotypique peut être basée sur des performances phénotypiques ou la limite de l'amélioration possible par sélection.

2° Au sens restreint elle représente la proportion de la variabilité totale observée qui est due à la partie additive de la variabilité génétique. C'est la fraction héritable de la variabilité observée.

Ces deux aspects de l'héritabilité correspondent à 2 étapes de la sélection :

— choix des reproducteurs (héritabilité au sens large),

— reproduction entre eux des génotypes choisis (héritabilité au sens restreint).

Le facteur le plus important contribuant à l'héritabilité d'un caractère est son degré d'expressivité : les caractères très influencés par le milieu tendent à avoir une faible héritabilité. De même les caractères complexes ont une héritabilité plus faible que les caractères simples.

L'héritabilité est le reflet de la composition génétique de la population étudiée et du milieu dans lequel elle a été mesurée et, en particulier, elle peut changer avec les progrès de la sélection.

Au sens large l'héritabilité s'exprime par le rapport de la variance génotypique à la variance phénotypique :

$$\frac{\sigma^2_G}{\sigma^2_G + \sigma^2_E}$$

Dans ce sens l'héritabilité donne une mesure globale du déterminisme héréditaire d'un caractère. Comme les interactions milieu × génotype sont comprises dans σ^2_G c'est une estimation pour un milieu donné qui a une valeur quand on recherche une adaptation précise. Ce type d'héritabilité comprend la variabilité due à tous les types d'action de gènes : additivité, dominance et épistasie. La variance génotypique est : $\sigma^2_G = \sigma^2_A + \sigma^2_D + \sigma^2_I$ (1) et l'héritabilité au sens large le rapport :

$$H = \frac{\sigma^2_G}{\sigma^2_G + \sigma^2_{GE} + \sigma^2_e}$$

σ^2_{GE} représentant les interactions du milieu et du génotype et σ^2_e l'erreur expérimentale.

Au sens restreint, l'héritabilité est le rapport de la variance additive σ^2_A à la variance phénotypique totale. On utilise alors de préférence le terme h^2 au lieu de H (Falconer, 1960).

$$h^2 = \frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_G + \sigma^2_{GE} + \sigma^2_e}$$

La variance additive σ^2_A est, avec l'effet additif × additif de la variance d'épistasie, σ^2_{AA}, la cause principale de ressemblance entre parents et leur descendance. En fécondation croisée et en l'absence d'épistasie, la variance additive mesure le progrès que l'on peut attendre de la sélection pour un caractère donné en utilisant les méthodes de sélection massale. Sa connaissance est d'un grand intérêt car c'est la seule partie de la variance sur laquelle on puisse sélectionner directement. L'héritabilité au sens étroit est d'un intérêt primordial dans la détermination de l'hérédité d'un caractère quantitatif.

I. — HÉRITABILITÉ AU SENS LARGE

Les méthodes de calcul sont différentes suivant que l'estimation de l'héritabilité est faite en prenant comme unité de sélection la plante individuelle ou la parcelle d'un essai.

(1) La variance est représentée par σ^2 ou V suivant la terminologie figurant dans les articles cités.

1. — *Au niveau de la plante individuelle*

Le principe de calcul de l'héritabilité est basé sur le fait que la variance d'une population qui n'est pas en ségrégation (lignée pure, clone, F_1) peut généralement fournir une estimée de la variance due au milieu, l'hypothèse étant que cette variance est la même dans la population qui est en ségrégation et celle qui ne l'est pas.

Ainsi l'héritabilité d'un caractère d'un clone I_0 ayant des descendances autofécondées I_1 est $\frac{V_{I_1} - V_{I_0}}{V_{I_1}}$ (KALTON *et al.*, 1952 ; Mac DONALD *et al.*, 1952).

De même BURTON (1951) à partir de croisements de lignées inbred de Mil a proposé comme estimée de H : $\frac{V_{F_2} - V_{F_1}}{V_{F_2}}$, V_{F_1} étant une estimée de la variance due au milieu.

Chez les plantes autogames la variance due au milieu dans la génération F_2 peut être estimée aussi à partir de la variance F_1 ou encore à partir de :

— la racine carrée du produit des variances V_{P_1} et V_{P_2}, P_1 et P_2 étant les deux parents (MAHMOUD et KRAMER, 1952).

— la racine cubique du produit des variances V_{P_1}, V_{P_2}, V_{F_1} (WEBER et MOORTHY, 1952).

— le tiers de la somme arithmétique V_{P_1} V_{P_2} V_{F_1} (ALLARD, 1960).

Chez les plantes allogames la faible vigueur des lignées inbred les rendent plus sensibles aux effets du milieu et la grande vigueur de la F_1 donne une valeur trop petite pour la variance due au milieu V_E. PURDY et CRANE (1967) ont proposé pour le Maïs la formule :

$$V_E = (2V_{F_1} + V_{P_1} + V_{P_2})\ 1/4.$$

Dans tous les cas la variance génotypique calculée par ces méthodes est la somme de la variance génétique totale ($V_G + V_D + V_I$) et de la variance due à l'interaction génotype × milieu. L'héritabilité obtenue est donc une estimée maximale de l'héritabilité véritable.

Dans les conditions précisées par MATHER (1949) (diploïdie, pas d'allèles multiples, de linkage, d'épistasie et d'interaction GE), l'héritabilité au sens large en F_2 est

$$\frac{1/2\ D + 1/4\ H}{1/2\ D + 1/4\ H + E}$$

en F_3 $\frac{1/2\ D + 1/16\ H}{1/2\ D + 1/16\ H + E}$ en F_4 $\frac{1/2\ D + 1/64\ H}{1/2\ D + 1/64\ H + E}$

D étant la variance due à l'effet additif des gènes.
H étant la variance due à l'effet de dominance des gènes.

A partir de la F_3 la variance de dominance devient négligeable.

2. — *Au niveau de la parcelle expérimentale*

Quand on dispose d'un grand nombre de plantes, les essais agronomiques permettent de réduire considérablement l'interaction du génotype et du milieu et donnent de meilleures estimées de l'héritabilité au sens large.

BURTON et de VANE (1953) ont montré qu'en comparant différents clones de Fétuque dans un essai à N répétitions la quantité « Carrés moyens entre clones » est une estimée de la quantité $V_e + NV_g$, V_g étant la variance génétique totale et V_e le carré moyen de l'erreur.

L'héritabilité au niveau des plantes individuelles est toujours $H_1 = \frac{V_g}{V_g + V_e}$. Au niveau des N répétitions elle est :

$$H_2 = \frac{V_g}{V_g + \frac{V_e}{N}} \quad \text{avec } H_2 = \frac{H_1}{H_1 + \frac{1 - H_1}{N}}$$

La méthode diminue la variance de l'erreur et donne des estimées de H plus élevées. Elle est indépendante du fait que cette variance soit égale dans les générations en ségrégation et les générations non en ségrégation.

BROOKS (1962) remarque que le terme « diversity » est aussi approprié qu'héritabilité au sens large dans ces comparaisons de clones puisqu'il n'y a pas analyse de générations en ségrégation. Dans ce cas toute la variabilité a son intérêt et pas seulement la variance additive. Il en est de même si l'on compare entre eux des hybrides F_1 destinés à être utilisés directement (HANSON, 1963).

R. E. COMSTOCK et H. F. ROBINSON (1952) ont montré que dans une expérimentation entre lignées à r répétitions faite en l lieux et y années les carrés moyens de l'analyse de la variance sont des estimées de relations définies entre la composante génétique totale due aux différences entre lignées σ^2_s, les composantes d'interaction σ^2_{sl}, σ^2_{sy}, et σ^2_{sly} et la variance de l'erreur σ^2_e (méthode des composantes de la variance). A partir des carrés moyens obtenus il est alors facile de déterminer séparément des estimées de chacune des composantes.

JOHNSON, ROBINSON et COMSTOCK (1955) ont montré que la variance phénotypique σ^2_{ph} entre les moyennes des lignées comparées dans ces conditions est :

$$\sigma^2_{ph} = \sigma^2_s + \frac{\sigma^2_{sl}}{l} + \frac{\sigma^2_{sy}}{y} + \frac{\sigma^2_{sly}}{ly} + \frac{\sigma^2_e}{rly}$$

et l'héritabilité au sens large est $H = \frac{\sigma^2_s}{\sigma^2_{ph}}$

Au niveau des plantes individuelles la variabilité phénotypique est :

$$\sigma^2_{ph} = \sigma^2_s + \sigma^2_{sl} + \sigma^2_{sy} + \sigma^2_{sly} + \sigma^2_e$$

(si les lignées comparées sont homozygotes, σ^2_s comprend seulement la variance additive σ^2_A et l'effet additif × additif de la variance d'épistasie σ^2_{AA}).

La formule de BURTON et de VANE est un cas particulier de cette formule générale qui donne une véritable estimée de la variance génotypique, sans les variances d'interaction. Une étude détaillée de ce type d'essai a été faite aussi par HANSON *et al.* (1956) qui l'appliquent à partir de lignées F_3.

Les travaux de BREESE (1969) ont montré que l'interaction génotype × milieu ne se manifeste pas d'une manière imprévisible mais que la plus grande partie peut en être expliquée par une régression linéaire entre le comportement individuel de chaque génotype et la moyenne du comportement de l'ensemble des génotypes dans chaque milieu. On peut alors prévoir le comportement relatif des génotypes dans

un grand nombre de milieux. Enfin chaque génotype étant caractérisé par sa moyenne et son comportement au milieu, il est possible, par la méthode des composantes de la variance d'obtenir de meilleures estimées de l'héritabilité

Différents auteurs ont insisté sur le fait que plusieurs essais sont nécessaires pour avoir une bonne estimée de l'héritabilité au sens large (surtout pour le rendement). Ainsi HANSON (1963) a recommandé deux répétitions dans deux milieux différents pour le Soja, et CHUNG et LIANG (1970) deux lieux et deux années pour le Sorgho.

Un coefficient d'héritabilité au sens large n'est valable que dans le milieu dans lequel il a été déterminé et que pour l'adaptation à ce milieu bien précis. Cette expérimentation poursuivie dans un grand nombre de lieux et au cours d'un grand nombre d'années n'a cependant pas d'autre part beaucoup d'intérêt puisque l'on peut rendre H dans ces conditions aussi proche de 1 que l'on veut.

II. — L'HÉRITABILITÉ AU SENS ÉTROIT

Pour FALCONER et P. ROBINSON (1963) cette définition est la seule qui devrait porter le nom d'héritabilité.

1. — *Méthode de la régression*

La définition de l'héritabilité au sens étroit se fait par la régression. Dans une population en panmixie la variance additive, en l'absence d'épistasie, est estimée à partir de la covariance parent-descendance (LUSH, 1948) qui est une estimée de la moitié de la variance additive.

L'héritabilité exprimée en termes de covariance (en l'absence d'épistasie) est :

$$h^2 = \frac{2\ \mathrm{cov}_{OP}}{\sigma^2_P} = 2b_{OP}$$

cov_{OP} étant la covariance de la descendance et des parents, σ^2_P la variance du parent et b_{OP} la régression de la descendance sur le parent (en présence d'épistasie $\mathrm{cov}_{OP} = 1/2\ V_A + 1/4\ V_{AA}$ et l'estimation de h^2 est alors biaisée positivement).

Dans les populations allogames, l'héritabilité d'un caractère au sens étroit est donc égale à deux fois la régression de la valeur moyenne de la descendance à la valeur du parent connu. Dans le cas de croisement légitime entre deux parents, l'héritabilité d'un caractère est égale aussi à deux fois la régression de la valeur moyenne de la descendance sur la valeur correspondante de l'un ou l'autre parent, à condition que les variances des deux parents soient du même ordre de grandeur. On écrit : $h^2 = 2b$.

Par contre, la régression de la descendance sur le parent moyen est une estimée directe du rapport $\frac{V_A}{V_P}$ et donc de l'héritabilité au sens étroit (FALCONER, 1960). Il en est de même pour la régression de la moyenne d'une descendance I_1 obtenue à partir d'un parent I_0 ou, pour les plantes autogames pour la moyenne des plantes

F_2 sur le parent F_1. Cependant, dans ce cas, la variance de dominance peut introduire un biais dans l'estimation du coefficient d'héritabilité au sens étroit. Dans tous les cas les résultats obtenus ne s'appliquent qu'à la population étudiée dans le milieu envisagé.

MAHMOUD et KRAMER (1951) ont proposé une généralisation de la formule de la régression chez les plantes autogames de la forme :

$$h^2 = \frac{\bar{x}}{\bar{y}} \times b_{yx} \times 100$$

$\bar{x}$ = moyenne de la génération la moins avancée
$\bar{y}$ = moyenne de la génération la plus avancée.

Dans le calcul de la régression, les deux générations comparées étant cultivées dans des milieux différents les effets du milieu tendent à accroître ou à diminuer la variation phénotypique de la descendance par rapport aux parents de sorte que des estimées de H supérieure à 1 peuvent être obtenues.

FREY et HORNER (1957) ont proposé de calculer dans les générations de plantes autogames les régressions à partir de données transformées préalablement en unités d'écart-type. On est donc, dans ces conditions, amené à calculer directement un coefficient de corrélation entre les données initiales (SNEDECOR) au lieu d'un coefficient de régression. Ce coefficient de corrélation nommé b' est toujours inférieur à 1. La méthode de FREY et HORNER ne permet cependant d'éliminer qu'une partie de l'interaction milieu × génotype présente dans le calcul par la méthode de la régression.

Pour SMITH et KINMAN (1965) la formule $h^2 = b$ (b étant la régression parent-enfant) est bien appropriée pour les plantes autogames si le parent n'est pas inbred, comme dans le cas de la régression F_2/F_1, mais elle conduit à une surestimation de h^2 si le parent est plus ou moins inbred comme dans le cas de la régression F_3/F_2.

Avec l'hypothèse que la variance de dominance est négligeable une estimation plus exacte de h^2 est $\frac{b}{2r_{xy}}$, r_{xy} étant le coefficient de parenté (MALÉCOT) entre le parent y et sa descendance x.

r_{xy} est 1/2 pour les générations F_1, F_2, 3/4 pour les générations F_2, F_3, 7/8 pour F_3, F_4, 15/16 pour F_4, F_5 et 31/32 pour F_5, F_6.

Cependant, pour OMRAN *et al.* (1968), si le coefficient r_{xy} peut être utilement employé dans les conditions définies par MALÉCOT, son application ne se justifie pas dans les descendances de plantes autogames et $h^2 = b$ est la véritable estimée de l'héritabilité.

Il faut à nouveau remarquer que les chiffres obtenus par la méthode de la régression ne sont valables que pour la population et le milieu considérés. D'autre part cette méthode n'est valable, pour estimer la variance additive, que si les variances de dominance et d'épistasie sont faibles (on obtient ainsi de meilleures estimées dans les générations F_4F_3 que dans les générations F_3F_2). Elle provoque généralement une surestimation de l'héritabilité au sens étroit. Cependant dans le cas où les parents sont consanguins et si la descendance est obtenue en panmixie il peut y avoir surestimation ou sous-estimation (GALLAIS, 1971).

Enfin la méthode de la régression n'est pas exempte du biais introduit par l'interaction GE, même en utilisant la méthode de FREY et HORNER.

Pour COMSTOCK et MOLL (1963), cités par OMRAN, ce biais peut être supprimé en cultivant les deux générations la même année et en répétant l'expérience une seconde année.

Dans ces conditions, pour HANSON (1963). cette méthode et celle des composantes de la variance sont les meilleures pour estimer l'héritabilité.

La méthode de la régression peut s'appliquer, que l'hérédité soit disomique ou tétrasomique. Cependant, dans les cas d'hérédité tétrasomique, même dans le cas d'absence d'épistasie, il peut y avoir biais par existence d'interactions entre 2, 3 et 4 gènes allèles (GALLAIS, 1971).

Pour déterminer l'héritabilité au sens large, l'hypothèse d'absence de compétition n'est pas nécessaire (sauf si elle est estimée à partir de plantes individuelles F_2). Pour l'héritabilité au sens étroit définie par la régression il faut faire cette hypothèse (HANSON, 1963). Mais GRIFFING (1968) a levé cette hypothèse.

ROBINSON *et al.* (1949) et FALCONER (1960) ont donné des formules de calcul de l'écart-type du coefficient de régression.

Dans le cas bien défini des hypothèses de MATHER on a plus précisément :

$$H = b_{F_3\,F_2} = \frac{cov_{F_2/F_3}}{V_{F_2}} = \frac{1/2\ D + 1/8\ H}{1/2\ D + 1/4\ H + E}$$

le numérateur étant la covariance génétique entre la F_2 et la moyenne des familles F_3.

De même :

$$H = b_{F_4F_3} = \frac{cov_{F_3/F_4}}{V_{F_3}} = \frac{1/2\ D + 1/32\ H}{1/2\ D + 1/16\ H + E}$$

La régression et la corrélation donnent les mêmes résultats si la variance phénotypique des deux générations est égale. En effet :

$$H = r_{F_2/F_3} = \frac{cov_{F_2/F_3}}{\sqrt{V_{F_2}\,V_{F_3}}}$$ (LIANG *et al.*, 1969).

La variance due à la dominance tend à rendre les estimées obtenues par le coefficient de corrélation supérieures à celles obtenues par le coefficient de régression.

2. — *Analyse des composantes de la variance génétique*

L'analyse des différents types de variance qui composent la variance génétique a été l'objet de nombreux travaux. Les méthodes utilisées à cet effet ont été décrites et discutées par HANSON et ROBINSON (1963) et SPRAGUE (1966).

DUDLEY et MOLL (1969) ont précisé les conditions nécessaires à une bonne estimation de ces variances dans les plantes allogames, les plantes autogames et les plantes à multiplication végétative (elles doivent en particulier être séparées de toute interaction génotype × milieu). Les variances utilisées dans le calcul de l'héritabilité dépendent du système de sélection et du type de variété utilisés (il y a donc un type d'héritabilité pour chaque système de sélection).

3. — *Méthode de* WARNER

WARNER (1952) a proposé une méthode de calcul de l'héritabilité au sens étroit, sans calcul de la variance génétique totale, ni de la variance due au milieu. Cette méthode convient à l'étude des plantes autogames et des plantes allogames auto-

fertiles en raison de la difficulté d'estimation de ce dernier type de variance à partir de lignées inbred.

L'héritabilité en F_2 est :

$$\frac{1/2\ D}{1/2\ D + 1/4\ H + E}$$

1/2 D est obtenue par la relation $1/2\ D = 2\ V_{F_2} - (V_{B_1} + V_{B_2})$, V_{B_1} et V_{B_2} étant les variances phénotypiques des backcross de la F_1 à chaque parent.

Outre les hypothèses de MATHER (absence d'épistasie en particulier) cette méthode requiert l'additivité des effets géniques et l'indépendance entre les moyennes et les variances affectant ces moyennes. Elle requiert en outre que les variances dues au milieu soient du même ordre de grandeur pour la F_2 et les deux backcross.

De grandes populations (plusieurs centaines d'individus dans chaque population) sont nécessaires pour avoir une estimée suffisamment précise de H. Dans ces conditions l'estimée de WARNER est satisfaisante si la variance épistatique est négligeable.

HUET et ÉCOCHARD (1961) ont montré que l'estimée obtenue en F_2 par la méthode de la covariance est égale à la demi-somme de l'estimée au sens large et de l'estimée de WARNER.

4. — *Héritabilité réalisée*

Un calcul indirect de l'héritabilité peut être fait en considérant que l'héritabilité est le rapport de la réponse à la sélection à la différence en sélection : $h^2 = \frac{R}{S}$ (FALCONER, 1960).

L'héritabilité est alors la part de la différence en sélection que l'on peut effectivement obtenir en identifiant les génotypes supérieurs dans une population de génotypes et mesure un progrès relatif. Sous cet angle l'héritabilité et le gain génétique apparaissent comme deux concepts complémentaires. Cette méthode a été appliquée par NEWELL et EBERHART (1961) et par FREY (1968).

La formule générale de prédiction du progrès génétique est la suivante :

$$G = K\ \sigma_{ph}\ H$$

K étant la différence en sélection exprimée en unités d'écart-type, σ_{ph} l'écart-type des variations observées et H l'héritabilité. H doit alors être calculé à partir d'un nombre suffisant d'expérimentations (DUDLEY et MOLL, 1969). Cette conception de l'héritabilité est très utile (HANSON, 1963).

5. — Dans les croisements diallèles, CRUMPACKER et ALLARD (1962) ont défini l'héritabilité au sens étroit comme le rapport :

$$H = \frac{1/4\ D}{1/4\ D + 1/4\ H_1 - 1/4\ F + E}$$

D : composante due à l'effet additif des gènes
H_1 : composante due à l'effet de dominance des gènes
F : covariance des deux effets précédents
E : composante due au milieu.

6. — MURTY *et al.* (1962) définissent l'héritabilité au sens étroit comme le rapport $\frac{D}{D+H}$, D et H étant pris en valeur absolue (terminologie de MATHER).

Pour H. F. ROBINSON (1966) il est possible de classer les caractères en trois catégories suivant l'importance de l'héritabilité au sens étroit.

1° faible héritabilité (5 à 10 p. 100) : rendement ;

2° héritabilité moyenne (10 à 30 p. 100) : composantes du rendement, la taille, les caractères de qualité ;

3° héritabilité élevée (30 à 60 p. 100) : les caractères de maturité et de composition chimique.

DISCUSSION

Chez les plantes autogames, l'héritabilité au sens large et au sens étroit, mesurées toutes les deux à chaque génération, se rapprochent progressivement au cours des autofécondations. L'héritabilité est plus élevée dans les premières générations et diminue par la suite. Il est alors plus intéressant de la déterminer dans les générations avancées, car presque toute la variance est additive. Cela n'est cependant pas possible chez la plupart des plantes allogames où la consanguinité est très défavorable (l'estimation de l'héritabilité au sens étroit se fait alors dans les populations par la méthode des composantes de la variance ou la méthode de la régression, mais cette estimation dépend du système de reproduction).

Tous les auteurs insistent pour que soient bien définis le matériel végétal et les conditions de l'expérimentation. Une seule expérimentation ne donne des résultats valables que pour le milieu et la population considérés. Il est nécessaire de bien décrire les caractères utilisés, la population, le milieu et l'unité de sélection : plante individuelle ou parcelle expérimentale (dans ce dernier cas, la dimension des parcelles, la densité du semis, le nombre des répétitions, etc.). D'autre part, il est préférable de déterminer l'héritabilité dans des conditions de productivité agronomique élevées et uniformes qui tendent à donner des estimées plus élevées.

Avec ces conditions, on peut penser que la comparaison de chiffres obtenus par différents auteurs est délicate. Il est cependant possible de comparer différents résultats si, dans chaque expérimentation, l'interaction milieu-génotype a été suffisamment réduite par des essais répétés, par exemple deux années dans deux milieux différents. Avec ces précautions, et bien que les calculs soient faits à partir de formules simplifiées par rapport à la complexité des populations, du milieu et de leur interaction, l'héritabilité constitue un excellent outil pour l'orientation et la prédiction des progrès que l'on peut attendre de la sélection.

Reçu pour publication en mars 1972.

SUMMARY

METHODS OF ESTIMATING THE HERITABILITY COEFFICIENT IN PLANT BREEDING

A review is made of the different methods of estimating the heritability coefficient in plant breeding, laying particular emphasis on the advantages and limits of each method.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLARD R. W., 1960. *Principles of plant breeding.* J. Wiley and sons. New York 485 p.

BREESE E. L., 1969. The measurement and significance of genotype environment interactions in grasses. *Heredity*, **24**, 27-44.

BROOKS S. N., 1962. Effectiveness of selection within fuggle Hops (*Humulus lupulus*). *Crop Sci.*, **2**, 5, 5-10.

BURTON G. W., 1951. Quantitative inheritance in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). *Agron. J*, **43**, 409-417.

BURTON G. W., DE VANE E. H., 1953. Estimating heritabilities in tall Fescue (*Festuca arundinacea*) from replicate clonal material. *Agron. J.* **45**, 478-481.

CHUNG J. H., LIANG G. H. L., 1970. Some biometrical studies on nine agronomic traits in Sorghum (*Sorghum bicolor* L.) I. Variance components and Heritability estimates. *Canad. J. Genet. Cytol.* **12**, 2, 288-296.

COMSTOCK R. E., ROBINSON H. F., 1952. Genetics parameters, their estimation and significance. *Proc. 6th Intern. Grassland Congr.* **1**, 284-291.

COMSTOCK R. E., MOLL R. H., 1963. Genotype-environment interactions. in *Statistical genetics and plant breeding.* Nat. Acad. Sci.-Nat. Res. Council, Publ. 982, 164-196.

CRUMPACKER D. W., ALLARD R. W., 1962. A diallel cross analysis of heading date in wheat. *Hilgardia*, **32**, 6, 275-318.

DUDLEY J. W., MOLL R. H., 1963. Interpretation and use of estimates of heritability and genetic variances in plant breeding. *Crop Sci.* **9**, 3, 257-262.

FALCONER D. S., 1960. *Introduction to quantitative genetics.* Oliver and Boyd, Edinburg, 363 p.

FREY K. J., 1968. Expected genetic advances from three simulated selection schemes. *Crop Sci.* **8**, 235-238.

FREY K. J., HORNER T., 1957. Heritability in standard units. *Agron. J.* **49**, 59-62.

GALLAIS A., 1971. Communication écrite.

GRIFFING B., 1968. Selection in reference to biological groups. *Aust. J. Biol. Sci.*, **21**, 1163-1170, 1171-1178.

HANSON W. D., 1963. Heritability. in *Statistical genetics and plant breeding.* Nat. Acad. Sci.-Nat. Res. Council.-Publ. 982, 125-140.

HANSON W. D., ROBINSON H. F., 1963. *Statistical genetics and plant breeding* 623 p. Nat. Acad. Sci.-Nat. Res. Council-Publ. 982. Washington.

HANSON C. H., ROBINSON H. F., COMSTOCK R. E., 1956. Biometrical studies of yield in segregating populations of Korean Lespedeza. *Agron. J.* **48**, 268-272.

HUET J., ÉCOCHARD R., 1961. Contribution à l'étude de la génétique quantitative chez une plante autogame ; le blé. I. Principes fondamentaux. *Ann. Amélior. Plantes*, **11**, 1, 25-59.

KALTON R. R., SMITH A. G., LEFFEL R. C., 1952. Parent-inbred progeny relationships of selected Orchardgrass clones. *Agron. J.* **44**, 481-486.

LIANG G. H. L., WALTER T. L., NICKELL C. D., KOH Y. O., 1969. Heritability estimates and interrelationships among agronomic traits in grain Sorghum. (*Sorghum bicolor* L.) *Canad. J. Genet. Cytol.* **11**, 199-208.

LUSH J. L., 1948. *The genetics of populations.* The Iowa State University Press. Ames. Iowa.

MCDONALD E. D., KALTON R. R., WEISS M. G., 1952. Interrelationships and relative variability among S_1 and open pollination progenies of selected Bromegrass clones. *Agron. J.* **44**, 20-25.

MAHMUD I., KRAMER H. H., 1951. Segregation for yield, height and maturity following a soybean cross. *Agron. J.* **43**, 605-609.

MALÉCOT G., 1948. *Les Mathématiques de l'hérédité*, MASSON et Cie, Paris. 63 p.

MATHER K., 1949. *Biometrical genetics*, Methuen, London. 162 p.

MURTY B. R., MURTY G. S., PAVATE M. V., 1962. Studies on quantitative inheritance in *Nicotiana tabacum* L. *Der Züchter*, **32**, 8, 361-369.

NEWELL L. C., EBERHART S. A., 1961. Clone and progeny evaluation in the improvement of Switchgrass, *Panicum virgatum* L. *Crop Sci.*, **1**, 117-121.

OMRAN A. O., ATKINS I. M., GILMORE E. C., 1968. Heritability of cold hardiness in Flax (*Linum usitatissimum* L.). *Crop Sci.*, **8**, 6, 716-719.

PURDY J. L., CRANE P. L., 1967. Inheritance of drying rate in mature Corn (*Zea Mays* L.). *Crop Sci.*, **7**, 294-297.

ROBINSON H. F., COMSTOCK R. E., HARVEY P. H. ,1949. Estimates of heritability and the degree of dominance in corn. *Agron. J.* **41**, 353-359

ROBINSON H. F., 1966. Quantitative genetics in relation to breeding on the centennial of Mendelism. *Indian J. Genet. Plant Breed*, **26A**, 171-187.

ROBINSON P., 1963. Heritability : a second look. in *Statistical genetics and plant breeding*. Nat. Acad Sci.-Nat. Res. Council-Publ. 982, 609-614.

SMITH J. D., KINMAN M. L., 1965. The use of parent-offspring regression as an estimator of heritability. *Crop Sci.* **5**, 6, 595-596.

SNEDECOR G. W., 1956. *Statistical methods*. The Iowa State University Press, Ames, Iowa,. 534 p.

SPRAGUE G. F., 1966. Quantitative genetics in Plant improvement. in *Plant breeding*. Frey K. J. (Ed)., 315-354. The Iowa State University Press. Ames. Iowa.

WARNER J. N., 1952. A method for estimating heritability. *Agron. J.* **44**, 427-430.

WEBER C. R., MOORTHY B. R., 1952. Heritable and non-heritable relationships and variability of oil content and agronomic characters in the F_2 generation of soybean crosses. *Agron. J.* **44**, 202-209.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (1), 127-131.

NOTE SUR LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE DU POIREAU

B. SCHWEISGUTH

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78 - Versailles

RÉSUMÉ

Une méthode a été mise au point pour induire la formation de bulbilles sur les inflorescences du poireau. Ces bulbilles peuvent être cultivées et conservées de différentes manières pour donner des porte-graines la première ou la deuxième année.

Mots clés : *Poireau, multiplication végétative, porte-graines, bulbille.*

La production de variétés hybrides de poireau est possible grâce à l'utilisation de la stérilité mâle et de la multiplication végétative (SCHWEISGUTH, 1970). Cette note présente quelques résultats concernant la production de bulbilles et leur culture en vue d'en faire des plantes porte-graines.

PRODUCTION DES BULBILLES

On induit la formation de ces bulbilles sur les inflorescences en coupant les pédoncules floraux comme l'a fait ANDREW (1951) sur l'Oignon.

Nous essayons cette méthode depuis quatre années. Les pédoncules sont sectionnés avec des ciseaux, de façon à enlever la plupart des boutons floraux. Cette opération est faite au mois de juin, avant que la spathe entourant l'inflorescence ne s'ouvre, ou juste après son ouverture. Il est vite apparu qu'il était nécessaire de protéger l'inflorescence pour éviter les pourritures, soit en la couvrant d'un sachet de papier sulfurisé, soit en plaçant la plante sous une serre en plastique. La récolte des bulbilles a lieu en août. Nous avons tenté d'augmenter le nombre de bulbilles produites par inflorescence, par un traitement à la kinétine (10 p.p.m.). Les résultats obtenus ne sont pas probants.

La production de bulbilles peut être assez importante. Le tableau 1 donne les résultats obtenus en 1971 avec des plantes mâle-stériles, transplantées sous serres en plastique en juin.

TABLEAU I

Production de bulbilles sur les inflorescences de plantes mâle-stériles dont on a enlevé les fleurs

N^{os} des mâle-stériles	Nombre de bulbilles	Nombre de plantes
Clone ms 902	3 200 (160)	20
ms 906	250	1
ms 02	300	—
ms 03	43	—
ms 09	175	—
ms 12	78	—
ms 15	360	—
ms 17	16	—
Moyenne des 7 plantes ms	175	

La taille et la forme des bulbilles sont assez variables. Le diamètre varie de 1 mm (ou moins) à 5 mm. Certains possèdent une partie foliacée importante (fig. 1).

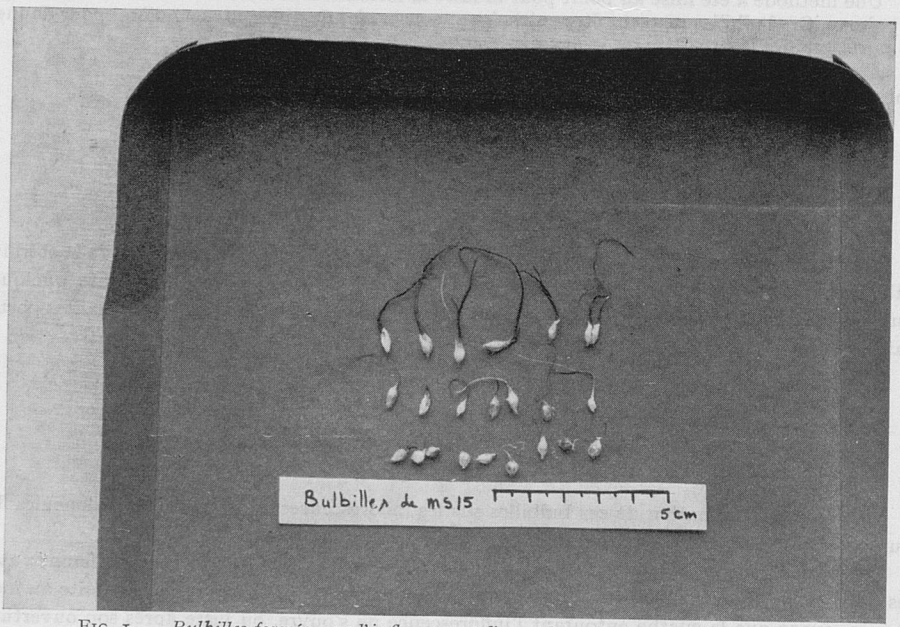


FIG. 1. — *Bulbilles formées sur l'inflorescence d'une plante dont on a enlevé les fleurs*
On voit que la partie foliacée des bulbilles est plus ou moins importante. On remarque aussi la variation du diamètre des bulbilles.

Nous savons donc multiplier, avec un taux élevé, les plantes mâle-stériles qui doivent constituer les parents femelles des hybrides.

CONSERVATION ET CULTURE DES BULBILLES

Les bulbilles n'étant pas dormantes, il faut soit les planter rapidement (dans un délai de quelques semaines), soit trouver un moyen de les conserver.

Les observations qui suivent ont été faites avec des bulbilles obtenues en 1970, sur des plantes des populations : *Liège*, *Carentan* et *Elbeuf*.

1. — *Conservation*

On peut les conserver au froid à 3-4°C en sachets de cellophane. Les sachets de plastique scellés, ne conviennent pas à cause des pourritures qui s'y développent.

Des bulbilles mises en chambre froide début septembre 1970, ont été repiquées en châssis fin mars 1971. La reprise a été très bonne.

2. — *Culture d'hiver en châssis*

Des bulbilles ont été mises en terrines pour germer au début de septembre. Les jeunes plantes ont été ensuite transplantées en châssis à la mi-octobre. Ces châssis étaient légèrement chauffés de façon que la température ne descende pas au-dessous de 4 ou 5°C. Au printemps un certain nombre de plantes ont monté, en proportion variable selon l'origine variétale des bulbilles (*Elbeuf* 63 p. 100, *Liège* 80 p. 100, *Carentan* 98 p. 100.)

3. — *Formation de bulbes dormants*

La culture en jours longs des bulbilles permet d'obtenir des bulbes dormants qui se conservent au sec, pendant 3 à 4 mois (fig. 2).

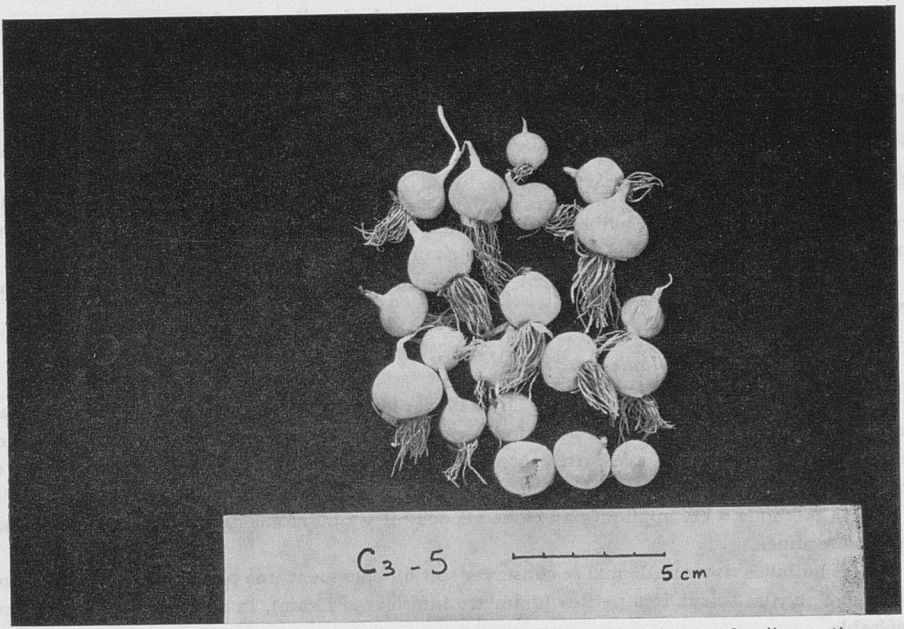


FIG. 2. — *Bulbes secs formés par des plantes issues de bulbilles et cultivées en lumière continue*

Ces bulbes ont été produits en serre froide, avec éclairage continu. La température de cette serre a varié de 0 à 8°C la nuit, et de 10 à 25°C le jour. Les bulbilles plantées en terrines le 17 septembre ont séjourné en chambre froide à 4°C, sans lumière, pendant 0, 1, 2 ou 3 mois, avant d'être placées dans la serre. Elles ont séjourné dans cet endroit pendant 8, 7, 6 ou 5 mois, selon le temps passé en chambre froide.

Presque toutes les plantes des origines *Carentan* et *Elbeuf* ont formé un bulbe dans toutes les conditions. Au contraire les plantes de l'origine *Liège* n'ont formé de bulbe que dans le cas où elles ont subi un mois de froid, et 7 mois de lumière continue. Il leur a donc fallu un passage à basse température et une durée suffisante de développement en lumière continue et à des températures moyennes.

UTILISATION DE CES RÉSULTATS POUR L'OBTENTION DE PORTE-GRAINES

1. — *Obtention de porte-graines dès la première année*

Nous avons vu que les bulbilles plantées en châssis chauffés dès leur récolte, se développent et croissent pendant l'hiver. Elles forment des porte-graines d'une vigueur moyenne au printemps.

Quinze plantes du clone ms 902 ont pu ainsi servir de porte-graines dans une parcelle isolée avec une lignée I_1 comme parent mâle. Elles ont produit 43,2 g de semences hybrides, soit 2,88 g par plante.

Cette méthode qui a l'avantage de donner rapidement des porte-graines, n'est pas applicable à des clones qui monteraient à graine trop tardivement ou en trop faible proportion.

2. — *Obtention de porte-graines la deuxième année*

La première année les plantes croissent ; les porte-graines obtenus l'année suivante seront ainsi plus vigoureux.

a) *Passage par les bulbes.*

Les bulbilles récoltées sur les ombelles traitées, seront cultivées sans attendre, en serre froide avec éclairage continu. Les bulbes obtenus en avril ou mai pourront être plantés au champ deux ou trois mois plus tard. Ils végèteront jusqu'à l'hiver et monteront au printemps.

Avec certains clones, un traitement de quelques semaines au froid, sera nécessaire pour favoriser la formation des bulbes.

b) *Conservation des bulbilles au froid.*

C'est la méthode la plus simple. A la fin de l'hiver les bulbilles seront plantées dans un terrain abrité (châssis froid, par exemple) pour fournir du plant qui sera repiqué en juin ou juillet. Les plantes suivront un cycle très comparable à celui suivi par des plantes issues de semis.

Cette méthode a été appliquée au clone ms 902 ; il y a eu moins de 6 p. 100 de montaison la première année.

Si les bulbilles risquent de mal se conserver soit qu'elles aient une partie foliacée trop importante, soit qu'elles soient très petites (diamètre inférieur à 1 mm), la méthode précédente sera préférable.

CONCLUSION

Ces trois méthodes sont applicables pour multiplier des clones mâle-stériles sélectionnés comme parents femelles d'hybrides. Elles le seront aussi pour établir les champs de production de semences commerciales. Mais, par la suite, il sera moins coûteux de récolter chaque année les bulbes souterrains produits par les plantes porte-graines. Et ceci aussi longtemps que l'état sanitaire des plantes restera satisfaisant. Il conviendra en particulier d'être très vigilant en ce qui concerne l'infection par le nématode *Ditylenchus dipsaci*. Il faudra aussi appliquer les traitements fongicides nécessaires sur les bulbes avant leur plantation.

Reçu pour publication en mars 1972.

SUMMARY

NOTE ON VEGETATIVE PROPAGATION OF LEEK

A method to produce bulblets on the inflorescence of leek is described. In 1971, seven male-sterile plants gave a mean of 175 bulblets per plant.

Cultivated in winter in hot frame, the bulblets develop a seed stalk, and can be used as seed plants.

Cultivated in winter under continuous light, they grow into bulbs, that can be planted in summer.

They can be stored at 3-4°C for several months and planted in spring.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDREW W. T., 1951. Vegetative reproduction of onions by the head set method. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **58**, 208-12.

SCHWEISGUTH B., 1970. Études préliminaires à l'amélioration du poireau *A. porrum* L. Proposition d'une méthode d'amélioration. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 2, 215-31.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (1), 133.

CHRONIQUE DES LIVRES

SCIENCES ET TECHNIQUES DE LA VIGNE. — TRAITÉ D'AMPÉLOLOGIE. Sous la direction de J. RIBÉREAU-GAYON et S. PEYNAUD, Dunod, Paris, 2 tomes, 758 et 754 pages, 1971.

La matière de cet ouvrage collectif est issue de l'enseignement donné par des scientifiques d'horizons très divers dans le cadre de l'Institut d'Œnologie de l'Université de Bordeaux. Citons outre J. RIBÉREAU-GAYON et E. PEYNAUD : J. BOUARD, G. et P. RIBÉREAU-GAYON, G. SEGUIN (Faculté des Sciences); P. CASTERAN, J. DELMAS, R. POUGET, M. RIVES, C. SAMSON (I. N. R. A.); P. COUILLAUD et J. LAFON (Station viticole du Bureau national interprofessionnel du Cognac); C. ROUSSEL et J. TOUZEAU (Protection des Végétaux); P. SUDREAU (Répression des Fraudes).

Le traité se présente en 2 tomes subdivisés chacun en 3 parties :

Tome 1.

— Morphologie (tissus et organes — ampélographie — génétique et amélioration).
— Physiologie et biochimie.
— Sols de vignoble (physico-chimie et biochimie du sol — les types de sols — fertilisation — facteurs naturels et caractères des vins).

Tome 2.

— Culture de la vigne (techniques de multiplication — établissement du vignoble — conduite de la vigne).
— Pathologie de la vigne.
— Défense sanitaire.

Il s'agit d'une synthèse de l'essentiel des connaissances accumulées dans ces différents domaines comprenant les travaux les plus récents. Ces deux tomes constituent donc un document de travail fort utile, non seulement pour les spécialistes de la vigne, mais également pour les biologistes et les agronomes s'intéressant aux plantes pérennes.

Le fait que tous les rédacteurs du « traité d'ampélologie » exercent leurs compétences essentiellement dans le cadre du vignoble bordelais, implique que cette synthèse est avant tout particulièrement adaptée à cette région. Les données et résultats obtenus dans d'autres vignobles sont inévitablement moins bien représentés.

L'ouvrage est fort bien illustré de schémas clairs et précis, de photos dont plusieurs en couleur (principaux symptômes de carences, maladies cryptogamiques et parasitaires). De nombreuses références bibliographiques accompagnent chaque chapitre. On trouve par ailleurs deux lexiques consacrés aux termes scientifiques employés couramment en amélioration variétale d'une part et en pédologie viticole d'autre part.

R. W.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (1), 135.

CONTENTS

Yvette Dattée. — Quantitative study of the self- and cross fertility in some Lucern families 5

A. Llorente, C. Brian, J. Huet. — Effects of some growth substances on the development of the bourse-buds on Pear 23

M. Le Nard. — Influence of sequences of high and low temperature on the differentiation of buds, rooting and bulbing in the Tulip 39

H. Clanet, O. Borsani. — Contribution to the study of gibberellic acid effects on growth of shoots and evolution of flower buds of the Peach tree. Practical consequences 61

C. Brian, M. Duron. — Study of the Pear-Quince-graft incompatibility. II. — Modifications of the union process by growth substances applied to herbaceousmaterial .. 81

H. Damavandy-Kozakonane, Ch. Grasselly. — Effects of different factors on rhizogenesis of the Peach × Almond tree GF 677 95

H. Laterrot. — Resistance to corky root in Tomato 109

F. Le Cochec. — Methods of estimating the heritability coefficient in plant breeding 115

B. Schweisguth. — Note on vegetative propagation of Leek 127

Book reviews 133

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire;* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats,* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion* et *conclusion* ; f) *titre et résumé* en anglais ou destinéà être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.), l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals,* ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume, la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. Mayer, Centre national de Recherches agronomiques, 78-Versailles France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le directeur de la publication: M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 7-1972

Dépôt légal: 3e trimestre 1972. N° d'impression: 1170.

annales de l'amélioration des plantes

Trimestriel

1972

Vol. 22 . N° 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (2), 143-166.

RÉGULATION ET HÉTÉROSIS

Y. DEMARLY

Laboratoire d'Amélioration des Plantes
Université de Paris-Sud,
91 - Orsay

RÉSUMÉ

La vigueur hybride a été expliquée, il y a quelques années, par des théories liées aux effets géniques : dominance, superdominance. On connaît maintenant un peu mieux les relations noyaux-cytoplasmes et les pistes cytoplasmiques de la régulation. On peut donc, en tenant compte des intensités d'expression de la vigueur hybride dans le temps, tenter d'expliquer ce phénomène en termes de régulation.

Une application de ces hypothèses est donnée en annexe en prenant comme modèle de régulation la division cellulaire, et en schématisant d'une manière très élémentaire le fonctionnement d'une zone méristématique.

Mots clés : *hétérosis, vigueur hybride, méristème, régulation eucaryotes.*

I. — LE SCHÉMA DE L'OPÉRON

Même si chez les êtres pluricellulaires, le modèle extrêmement simple de l'opéron n'est pas tout à fait exact, il est commode de l'utiliser comme base de réflexion pour analyser certains aspects de la régulation cellulaire.

Classiquement ce schéma consiste en l'effet d'un gène régulateur, produisant une protéine régulatrice qui peut prendre deux formes, une forme répressive et une forme inactive. Le passage entre ces deux formes étant réversible et déterminé par l'interaction allostérique d'un agent inducteur et d'un agent répresseur.

Lorsque cette protéine régulatrice est sous sa forme répressive, elle entraîne un blocage de la RNA polymérase à partir de l'opérateur (cf. fig. 1).

Ce site opérateur commande un certain nombre de gènes de structure, localisés à partir de lui sur le chromosome.

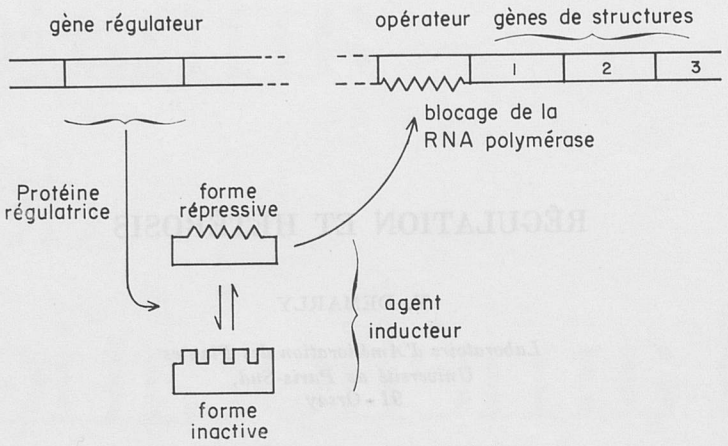


FIG. 1. — *Schéma d'une régulation*

II. — LES NIVEAUX D'HÉTÉROZYGOTIE

L'état diploïde, et les formes polyploïdes qui se sont diversifiées au cours de l'évolution, ouvrent des possibilités d'hétérozygotie pour ces divers types de gènes.

A. — *Les gènes de structure*

Près de l'opérateur on trouve un certain nombre de gènes de structure g_1, g_2, g_3 etc. qui, en général, codent pour des protéines relativement proches. La séquence de ces gènes de structure apparaît donc comme un ajustement, un nuancement autour d'un code essentiel. On peut dire, en ce sens, que la structure de l'opéron entraîne une véritable « hétérozygotie » interne qui permet d'ailleurs de mieux comprendre la viabilité des espèces autogames. Si l'on ajoute à cela la redondance multiple des loci pour l'ensemble du génotype d'une espèce, chaque fonction cellulaire est codée par un ensemble multiple qui permet une grande souplesse d'expression et qui, lui aussi, entraîne une possibilité « d'hétérozygotie » interne. (Les hérédités monofactorielles que l'on trouve pour certains caractères, ne sont en fait que la mesure d'une différence génique entre deux géniteurs).

Dans ce contexte, l'hétérozygotie, au niveau des gènes de structure, entraîne généralement l'apparition d'une vigueur hybride indiscutable.

Les théories explicatives de cette hétérosis : dominance et superdominance sont suffisamment classiques pour que leur analyse soit inutile (fig. 2. — Domaine de définition des phénotypes hybrides).

B. — *Les gènes de régulation*

Pour ces gènes régulateurs produisant les formes protéiques régulatrices activables ou inactivables, l'apparition d'une mutation entraînant l'hétérozygotie ne présente généralement que des effets peu marqués puisque les sites opérateurs cap-

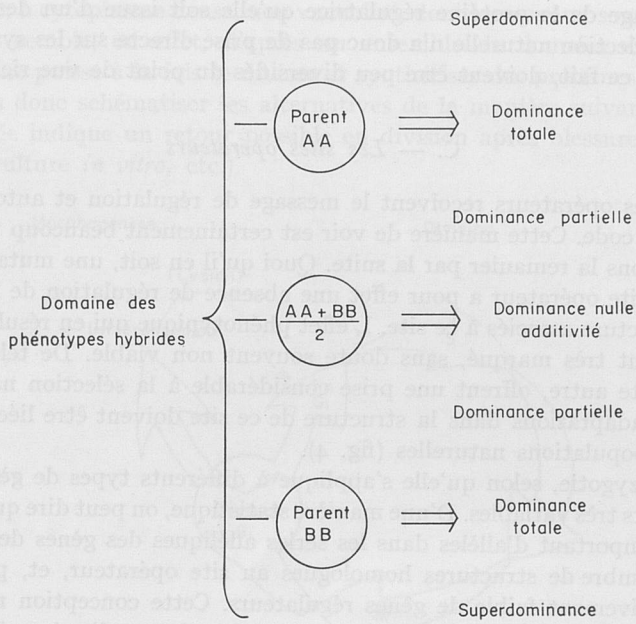


FIG. 2. — *Les formes de dominance*

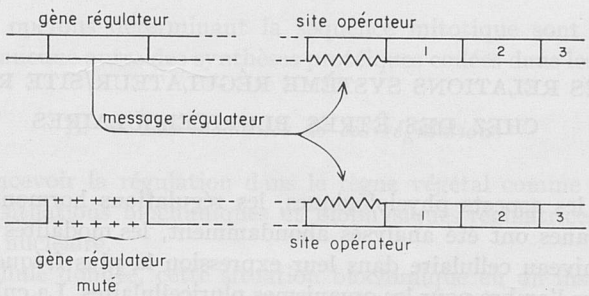


FIG. 3. — *Mutation d'un gène régulateur*

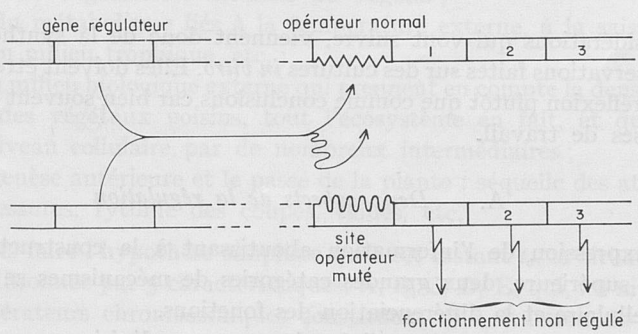


FIG. 4. — *Variation d'un site opérateur*

tent le message de la protéine régulatrice qu'elle soit issue d'un des allèles ou de l'autre. La sélection naturelle n'a donc pas de prise directe sur les systèmes régulateurs, qui de ce fait, doivent être peu diversifiés du point de vue richesse allélique (fig. 3).

C. — *Les sites opérateurs*

Les gènes opérateurs reçoivent le message de régulation et autorisent ou non la lecture du code. Cette manière de voir est certainement beaucoup trop simpliste, et nous devrons la remanier par la suite. Quoi qu'il en soit, une mutation apparaissant sur un site opérateur a pour effet une absence de régulation de l'ensemble des gènes de structure associés à ce site. L'effet phénotypique qui en résultera sera vraisemblablement très marqué, sans doute souvent non viable. De telles mutations, plus que toute autre, offrent une prise considérable à la sélection naturelle, et de nombreuses adaptations dans la structure de ce site doivent être liées au polymorphisme des populations naturelles (fig. 4).

L'hétérozygotie, selon qu'elle s'applique à différents types de gènes peut donc avoir des effets très variables. D'une manière statistique, on peut dire qu'il doit exister un nombre important d'allèles dans les séries alléliques des gènes de structure, un très grand nombre de structures homologues au site opérateur, et, par contre, un nombre relativement faible de gènes régulateurs. Cette conception n'est d'ailleurs pas infirmée par les données de Jacob et Monod (1961) sur l'opéron β-galactosidase de *E. coli*.

III. — LES RELATIONS SYSTÈME RÉGULATEUR/SITE RÉCEPTEUR CHEZ DES ÊTRES PLURICELLULAIRES

Alors que les aspects physiologiques, les régulations hormonales, les corrélations entre organes ont été analysés abondamment, les modalités génétiques de la régulation au niveau cellulaire dans leur expression la plus fréquente sont restées absolument dans l'ombre pour les organismes pluricellulaires. La culture des organes végétaux, celle des tissus, des cellules isolées rend obligatoire la maîtrise du programme génétique de la cellule, elle constitue aussi une voie d'accès plus simple à ces analyses.

Les considérations qui vont suivre, viennent donc de la synthèse d'un grand nombre d'observations faites sur des cultures *in vitro*. Elles doivent être prises comme des bases de réflexion plutôt que comme conclusions car bien souvent ce ne sont que des hypothèses de travail.

A. — *Deux aspects de la régulation*

Dans l'expression de l'information aboutissant à la construction organique d'une plante supérieure, deux grandes catégories de mécanismes se superposent : la division cellulaire et la différenciation des fonctions.

On décrit communément les cellules des zones en division comme des cellules

de petite taille, à cytoplasme dense, non vacuolisé, dont les noyaux sont intensément colorables. Il semble, en effet, d'après un ensemble de données expérimentales que la cellule ne puisse à la fois se diviser et synthétiser des protéines de structure. Nous pouvons donc schématiser les alternatives de la manière suivante (fig. 5 ; la flèche pointillée indique un retour possible en division après blessure, rupture des corrélations, culture *in vitro*, etc.).

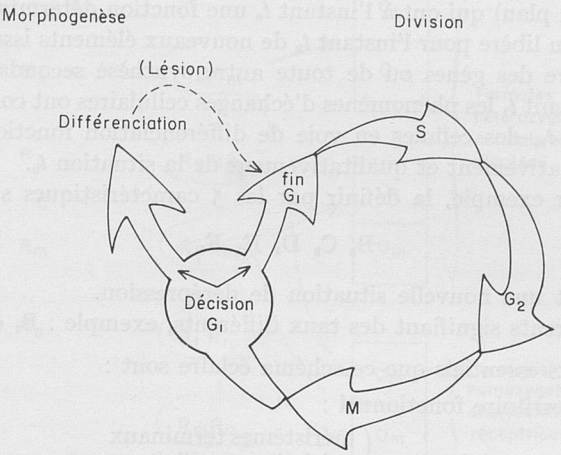


FIG. 5. — *Mitose et différenciation*

Lorsque les opérons déterminant la séquence mitotique sont déréprimés, la cellule ne réalise aucune autre des synthèses protéiques codées dans les chromosomes.

B. — *Les modalités de ces régulations*

On peut concevoir la régulation dans le règne végétal comme une succession programmée de situations biochimiques et biophysiques régulatrices réalisées dans l'environnement nucléaire.

Pour une cellule donnée, cette situation biochimique en un instant t_0 est fort complexe ; elle résulte de la structure cytoplasmique intégrant :

— les signalisations des cellules voisines ;
— les corrélations régulatrices internes du végétal ;
— les bilans du métabolisme liés à la température externe, à la saison (longueur du jour), au milieu trophique, etc. ;
— les effets du milieu biologique externe qui prennent en compte la densité culturale, l'ombrage des végétaux voisins, tout l'écosystème en fait, et qui cheminent jusqu'au niveau cellulaire par de nombreux intermédiaires ;
— la morphogenèse antérieure et le passé de la plante : séquelle des attaques parasitaires, blessures, rythme des coupes, tailles, etc.

Nous allons faire l'hypothèse simpliste qu'à cet instant t_0, la situation de régulation est conditionnée par 5 caractéristiques, A_1 B_1 C_1 D_1 E_1 qui, au niveau de l'ensemble des opérateurs chromosomiques constituent une situation de dérépression inclue dans le système de programme de l'individu.

Cette situation étant une résultante complexe réalisée dans tout un ensemble de cellules qui ont :

— des passés cytoplasmiques comparables ;
— des influences analogues.

Il se définit donc des territoires, généralement répartis de façon homologue sur l'individu (symétrie par rapport à un point au stade embryonnaire, à un axe ensuite, puis à un plan) qui ont à l'instant t_0 une fonction déterminée.

Cette fonction libère pour l'instant t_0 de nouveaux éléments issus de la synthèse protéique primaire des gènes ou de toute autre synthèse secondaire. De plus, de l'instant t_0 à l'instant t_1 les phénomènes d'échanges cellulaires ont continué à évoluer.

La situation t_1, des cellules en voie de différenciation fonctionnelle, est donc différente quantitativement et qualitativement de la situation t_0.

On peut, par exemple, la définir par les 5 caractéristiques suivantes :

$$B_2\ C_2\ D_1\ E_1\ F_1$$

qui conditionnent une nouvelle situation de dérépression.
(Les indices différents signifiant des taux différents, exemple : B_1 et B_2).

Les trois faits essentiels que ce schéma éclaire sont :

1° la notion de territoire fonctionnel :

pour la fonction mitotique { méristèmes terminaux / méristèmes axillaires / assises génératrices }

pour d'autres fonctions { centres organisateurs / ébauche des organes spécialisés }

2° la notion d'évolution quantitative dans la différenciation.

Chez les végétaux où les « glissements » des situations de régulation sont extrêmement lents, il existe, d'une part, une continuité très marquée dans les programmes et donc dans la différenciation, d'autre part des possibilités de réversibilité dans la morphogenèse : il s'en faut de peu de choses pour repasser d'une situation $B_2\ C_2\ D_1\ E_1\ F_1$ à la précédente $A_1\ B_1\ C_1\ D_1\ E_1$.

3° les possibilités expérimentales d'orientation d'un programme, en intervenant brutalement dans ces ensembles cellulaires en équilibre, et en ramenant la plante, ou, beaucoup plus facilement, le tissu cultivé *in vitro*, sur une autre séquence programmée.

C. — *L'hétérozygotie du site opérateur*

La conception d'un gène opérateur simple, tel qu'il a été décrit chez les organismes inférieurs, ne peut se soutenir. Chez les végétaux supérieurs, il est préférable de parler d'un site opérateur complexe.

1. *Hypothèse de* B. WALLACE.

On peut supposer, à partir d'une idée proposée par WALLACE (1963), que la spécificité de réception du message régulateur est liée à l'interaction des deux sites opérateurs homologues, sensibles alors au couplage simultané de 2 (ou plusieurs) éléments régulateurs (fig. 6).

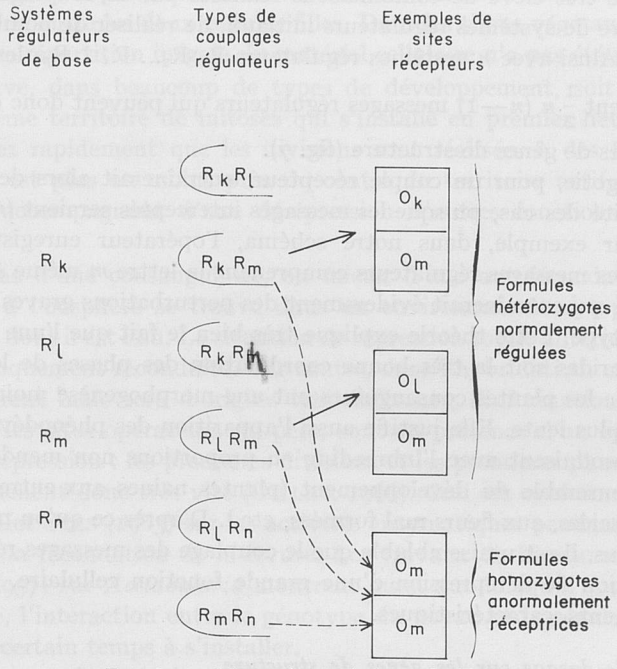


FIG. 6. — *Schéma de régulation « double »*

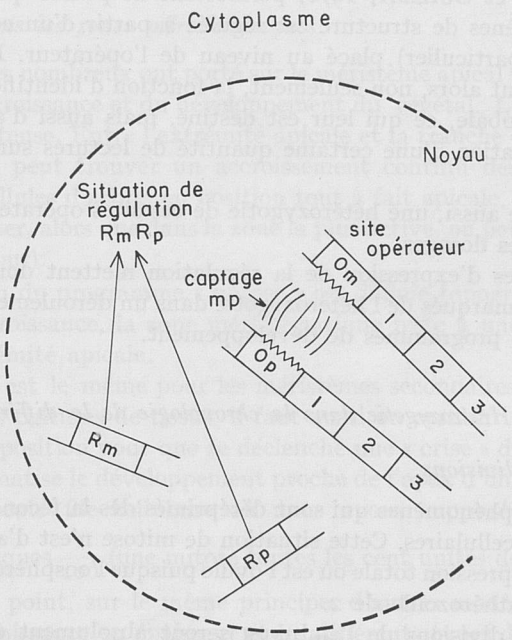


FIG. 7. — *Couplage des régulateurs*

Le nombre très élevé de combinaisons réalisées par ce couplage permet, avec un petit nombre de systèmes régulateurs initiaux, de réaliser de nombreuses formes de régulation. Ainsi avec n systèmes régulateurs R_1 R_2... R_i... R_n, les combinaisons par deux donnent $\frac{1}{2} n (n-1)$ messages régulateurs qui peuvent donc déréprimer $\frac{1}{2} n (n-1)$ systèmes de gènes de structure (fig. 7).

L'homozygotie, pour un couple récepteur, entraînerait alors des catastrophes dans la majorité des cas, puisque les messages interceptés seraient $(n-1)$ fois trop nombreux. Par exemple, dans notre schéma, l'opérateur enregistrerait comme valables tous les messages régulateurs comprenant la lettre m même s'ils ne lui sont pas destinés ce qui entraînerait évidemment des perturbations graves dans la réalisation du phénotype. Cette théorie explique très bien le fait que l'une des caractéristiques des hybrides soit la très bonne coordination des phases de leur développement, alors que les plantes consanguines ont une morphogenèse moins cohérente et généralement plus lente. Elle justifie aussi l'apparition des phénodéviants, ces accidents qui se produisent avec l'inbreeding en proportions non mendéliennes et qui portent sur l'ensemble du développement (plantes naines aux entre-nœuds courts, aux feuilles fasciées, aux fleurs mal formées, etc.). D'après ce qu'on peut analyser en culture de tissus, il est vraisemblable que le couplage des messages régulateurs pour créer la situation de dérépression d'une grande fonction cellulaire, comprend plus de deux éléments caractéristiques.

2. *Les effets de dosage sur les gènes de structure.*

Les données expérimentales les plus récentes sur le DNA et sa lecture au niveau génique (Quetier et Guillet, 1970) permettent de penser que la dose protéique produite par les gènes de structure est régulée à partir d'un codage récepteur (de type tout à fait particulier) placé au niveau de l'opérateur. Les sites opérateurs homologues auraient alors, non seulement, la fonction d'identifier, dans la situation de dérépression globale, ce qui leur est destiné, mais aussi d'analyser, dans cette situation, l'autorisation d'une certaine quantité de lectures sur les gènes de structure adjacents.

Sous cet angle aussi, une hétérozygotie de ces sites opérateurs permet un meilleur ajustement des dosages.

Ces deux types d'expression de la régulation mettent donc bien en évidence les avantages très marqués de l'hétérozygotie dans un déroulement mieux coordonné et mieux dosé des programmes de développement.

D. — *Hétérozygotie dans la chronologie de la différenciation*

1. *Les premières divisions.*

Les premiers phénomènes qui sont déréprimés dès la fécondation de l'oosphère sont les divisions cellulaires. Cette situation de mitose n'est d'ailleurs pas très éloignée de l'état de répression totale où est l'ovule puisque l'oosphère résulte de 3 mitoses successives et l'anthérozoïde de 2.

Tant que les divisions de l'embryon seront absolument équationnelles, aussi bien sur le plan nucléaire que sur le plan cytoplasmique, il n'y aura aucune différen-

ciation. Les études des premières divisions chez les animaux montrent que très vite il y a dissymétrie entre les deux cellules filles. Dans les tissus végétaux, la détection précoce de cette répartition inégale du matériel cellulaire n'a pas été réalisée.

On retrouve, dans beaucoup de types de développement, soit naturels, soit *in vitro*, ce même territoire de mitoses qui s'installe en premier lieu. On constate cependant assez rapidement que les divisions sont réalisées à des taux différents selon que l'on est plus ou moins près du centre du territoire actif. La répression des mitoses s'accompagnant d'une dérépression d'autres fonctions comme nous l'avons vu.

Dans le cas d'une consanguinité, ou mieux d'une autofécondation, le noyau mâle arrivant à l'oosphère se trouve dans un environnement cytoplasmique très proche de celui dont il est issu. La situation de répression totale antérieure à la fécondation est pratiquement reconduite. Par contre, dans l'hybridation, et ceci d'autant plus que le parent mâle sera d'origine très différente, l'information génétique, et en particulier, les sites opérateurs du père, sont en présence d'un cytoplasme non adapté à leur répression : les premières divisions et les premières phases de différenciation s'enclenchent donc très vite (Gillet, 1966). Ceci est conforme aux observations de Jakob et Sels (1963) sur les activités enzymatiques pendant les premières heures suivant la fécondation de la levure. Les travaux de Hammerling (1963) et de Brachet (1957) sur *Acetabularia* montrent aussi que lorsqu'il y a un bouleversement notable, l'interaction entre le génotype du noyau et la régulation cytoplasmique met un certain temps à s'installer.

Cette « avance » chronologique de l'hybride dès ses premières divisions cellulaires est l'une des explications de l'hétérosis.

2. *La régulation dans les zones méristématiques.*

Des travaux très nombreux ont porté sur le méristème apical tendant à y rechercher l'origine de la croissance et du développement du végétal. L'apex contient des zones de division intense. Entre l'extrémité apicale et la tranche où les mitoses sont plus fréquentes, on peut trouver un accroissement continu des fréquences mitotiques (certaines cellules d'arbre, en position tout à fait apicale, peuvent rester dix ans avant de se diviser, alors que dans la zone la plus active, on peut avoir une mitose par cellule et par jour).

Cette régulation du programme « mitose » est définie topographiquement puisqu'au cours de la croissance, la zone méristématique reste à une certaine distance constante de l'extrémité apicale.

Le phénomène est le même pour les méristèmes secondaires dans les rameaux les feuilles. Dans les cultures de tissus, il faut aussi un certain volume cellulaire et une information de position pour que se déclenche une « crise » de mitoses.

La figure 8 schématise le développement proche de l'apex d'un végétal théorique constitué par une seule file cellulaire où nous avons supposé un gradient dans les fréquences mitotiques $\frac{1}{100}$ (une mitose toutes les cent unités de temps) $\frac{1}{6}$, $\frac{1}{3}$ et $\frac{1}{1}$. Nous avons mis au point, sur le même principe, d'autres modèles plus complexes qui expliquent la croissance en épaisseur et les différents types de phyllotaxie (voir Annexe : étude d'un modèle théorique).

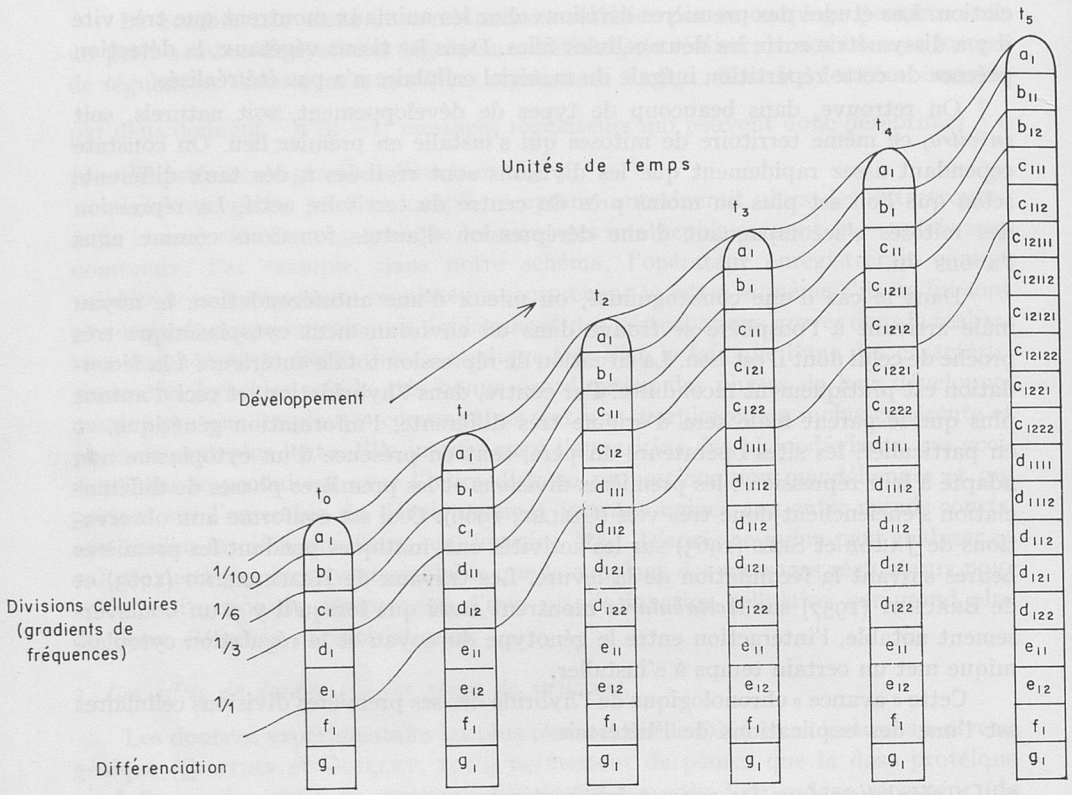


FIG. 8. — *Schéma de fonctionnement apical*

Cette situation, bien que, simplifiée permet un certain nombre de remarques :

a) une cellule telle que e_1 qui se trouve dans la zone de division rapide (1/1) donne une descendance cellulaire de 2 cellules. Une cellule telle que d_1 en position légèrement plus apicale en donne 5 au temps t_3 et une cellule comme c_1 en donnera 13, etc.

Plus une cellule est apicale, plus elle donne une filiation cellulaire tardive, mais plus cette filiation est importante (c'est ce qu'on démontre expérimentalement par la mutagenèse artificielle avec des marqueurs chlorophylliens, (DULIEU, 1967).

b) dès le temps t_3, la substance de la cellule d_1 est entièrement « consommée » en tant que source de tissu nouveau et les cellules telles que b_1 et c_1 par le jeu des divisions successives descendent progressivement vers le territoire de divisions intenses et vont donc, après une lente traversée de ce territoire, participer à la morphogenèse de la plante. Ce schéma est tout à fait conforme aux observations de DOMMERGUES (1962), DULIEU (1967), CORNU (1970).

c) en ce qui concerne la régulation nous pouvons donc considérer différents stades :

— un stade de « *pré-orientation* » que chaque cellule peut subir avant sa « consommation » par sa zone de divisions fréquentes. C'est le cas dans notre schéma pour

les cellules a_1 et b_1 où, entre les temps t_0 et t_5, une différenciation cytoplasmique peut se réaliser.

La notion de « méristène d'attente » entre dans cette catégorie de cellules en attente.

— un stade où seule la *régulation mitose* est concernée : cette régulation est un phénomène quantitatif. L'analyse de cultures de tissus nous permet même d'affirmer qu'il est de nature « contagieuse » en tant que forme d'expression.

— un stade *d'orientation principale* qui topographiquement se situe dans la zone sous-apicale, immédiatement sous le massif des cellules qui se divisent intensément : cette orientation concerne, comme on le voit, des famillles cellulaires : d_{1111} d_{1112} d_{112} d_{121} d_{122} par exemple, qui ont déjà subi une pré-orientation dans un certain sens.

Dans cette zone sous-apicale, les familles cellulaires vont donc, dans leur cytoplasme, c'est-à-dire dans leur environnement épigénétique, réaliser des situations de dérépression qui définiront leur morphogenèse et leur fonctionnement physiologique.

Dans certains cas d'ailleurs, ces îlots cellulaires ne seront réprimés pour les mitoses que d'une manière temporaire et, ayant franchi, dans la zone sous-apicale, un certain palier de différenciation, fonctionneront à nouveau comme des méristèmes secondaires en répétant les mêmes cycles de phénomènes que nous venons d'analyser.

3. *L'hétérozygotie et les rapports noyau/cytoplasme.*

L'interaction noyau/cytoplasme joue donc un rôle fort important dans l'expression de la vigueur d'une plante.

On dit classiquement que deux croisements réciproques donnent le même résultat. Si cette affirmation est vraie lorsqu'il s'agit de caractères génétiquement simples, elle doit être acceptée avec beaucoup de précautions lorsqu'il s'agit de caractères plus complexes. HUNTER et GAMBLE (1968), ont analysé un certain nombre de caractères quantitatifs sur 11 hybrides doubles de Maïs, et ont trouvé un effet significatif de l'interaction cytoplasmique. De même, sur une hybridation chez le Blé, VINCENT (1970) a mis en évidence un effet semblable très significatif.

L'installation progressive des « situations » de régulation cytoplasmique pourrait donc caractériser les types d'interaction noyau/cytoplasme. Le niveau initial de dérépression à la fécondation étant d'autant plus élevé qu'il y a une « distance génétique » plus grande entre la constitution du gamète mâle et celle du gamète femelle.

Au cours du développement du zygote ainsi formé, il y aurait adaptation progressive des situations épigénétiques à la structure nucléaire (ici encore, les travaux de greffe entre *Acetabularia mediterranea* et *crenulata* sont très significatifs). Cette adaptation aboutissant, en fin de cycle de développement, à la sénescence qu'on peut caractériser comme une situation de répression totale (les mitoses, puis progressivement toutes les fonctions sont réprimées). En ce sens, un individu homozygote présente donc un certain degré de sénescence initiale, et tout croisement consanguin pourrait avoir pour effet d'accentuer la situation de répression du cytoplasme vis-à-vis du noyau.

Ces remarques permettent une conception assez nouvelle de l'hétérosis et des

effets d'inbreeding. Les différents travaux de SARKISSIAN apportent en ce même sens des données fort intéressantes.

Cet auteur, en collaboration avec SRIVASTAVA (1971) a étudié les corrélations entre l'hétérosis au stade jeune chez le Maïs et les activités mitochondriales de l'hybride. En faisant des mélanges artificiels de mitochondries de diverses lignées de maïs, SARKISSIAN obtient des activités oxydatives et phosphorylatives correspondant à l'activité des mitochondries des hybrides entre ces lignées. Tout se passe comme si il existait donc une « complémentation » mitochondriale en relation avec la distance génétique des parents. On a donc ici les preuves d'une hétérosis cytoplasmique liée à la présence d'au moins deux « populations » mitochondriales chez l'hybride. Des travaux plus récents de SARKISSIAN confirment le même phénomène sur des mitochondries de blés hybrides.

IV. — ASPECT GLOBAL DE LA VIGUEUR HYBRIDE

Les explications géniques de la vigueur hybride ne constituent donc qu'une vue tout à fait partielle d'un phénomène d'ensemble. Il nous paraît aujourd'hui indispensable d'envisager les recherches sur la vigueur hybride en tenant compte des nombreuses régulations qui interfèrent pour modeler la productivité d'un végétal, et des voies nouvelles d'accès à ces régulations, notamment de celles qui pourraient intervenir au niveau des éléments cytoplasmiques.

Reçu pour publication en juin 1972.

SUMMARY

REGULATION AND HETEROSIS

Hybrid vigor was explained on genic basis through theories of dominance and overdominance. Since the interactions between nucleus and cytoplasm are more thoroughly known at present, it was interesting to attempt an explanation of this heterosis through cytoplasmic paths and regulatory mechanisms. Some hypothesis are presented in this paper, which emphasize the importance of aging in repression of the genetic information. The first stage of development of a zygote may be particularly important with respect to heterozygosis of the nucleus.

As an exemple, a model of regulatory mechanisms in cell divisions is given, which shows the possible effect of heterosis on an over simplified meristematic structure : a slighty superior rate of mitosis during the first divisions of a zygote, leads to a permanent heterotic effect.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BRACHET J., 1957. *Biochemical cytology*. Academic Press, New York. Chap. VIII.

CORNU A., 1970. Sur l'obtention de mutations somatiques après traitements de graines de *Pétunia*. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 2, 189-214.

DOMMERGUES P., 1962. La destinée de la cellule mutée : conséquences dans le cas des plantes à multiplication végétative et dans le cas des plantes à reproduction sexuée. *Eucarpia, IIIe Congr.*, Paris, 115-139.

DULIEU H., 1967. Étude de la stabilité d'une déficience chlorophyllienne induite chez le Tabac par traitement au méthane sulfonate d'éthyle. *Ann. Amélior. Plantes*, **17** (4), 339-355.

GILLET M., 1966. (Communication orale).

GUILLÉ E., QUETIER F., 1970. Le crown-gall, modèle expérimental pour l'étude du mécanisme de la transformation tumorale. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, Ser. D, **270**, 3307-3310.

GUILLÉ E., QUETIER E., 1971. Model of quantitative control of the genetic information. *Ist. Intern. Confer. on Cell Differenciation* (Nice). (Sous presse).

HAMMERLING J., 1963. Nucleo-cytoplasmic interactions in *Acetabularia* and other cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **14**, 65-92.

HUNTER R. B., GAMBLE E. E., 1968. Effect of cytoplasmic source on the performance of double-cross hybrids in Maize, *Zea mays* L. *Crop Sci.*, **8**, 3, 278-280.

JABOB F., MONOD J., 1961. Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *J. mol. Biol.*, **3**, 318-356.

JAKOB H., SELS A., 1963. Establishment of respiratory capacity during zygote formation between complementing respiratory deficient mutants of Yeast. *Genetics Todays. Proc. IIe intern. Congr. Genet.*, **1**, p. 35.

QUETIER F., GUILLÉ E., 1970. Modèle de régulation quantitative de l'information génétique. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, Ser. D, **270**, 1518-1521.

QUETIER F., 1971. Communication, Workshop E. M. B. O. Rome, novembre, 1971.

ROOS E. E., SARKISSIAN I.-V., 1968. Isocitric dehydrogenase and isocitric lyase in heterotic and non-heterotic Maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, **8**, 6, 683-686.

SARKISSIAN I. V., SRIVASTAVA H.-K., 1971. Mitochondrial polymorphism III. Heterosis, complementation and spectral properties of purified cytochrome of wheat. *Biochem. Genetic*, **5**, 57-63.

STEIN O. L., 1956. A comparison of embryonic growth rates in two inbreds of *Zea mays* L. and their reciprocal hybrids. *Growth*, **20**, 1.

VINCENT A., 1970. (Données non publiées).

WALLACE B., 1963. Genetic diversity, genetic uniformity and heterosis. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **5**, 239-253.

ANNEXE

MODÈLE THÉORIQUE DE DÉVELOPPEMENT ET DE VIGUEUR HYBRIDE AU STADE JEUNE

1. — *Établissement des lois de départ*

— Supposons une cellule représentée sous forme d'un cube de côté unitaire. Donnons nous aussi une échelle 1, 2, 3, 4... d'unités de temps.

Au cours d'une première phase, à chaque unité de temps, chacune des cellules se divise en deux cellules filles identiques.

Nous obtenons ainsi les stades 1, 2, 3, 4 et 5 (fig. 9).

— Au cours d'une seconde phase, faisons l'hypothèse d'une information de position qui entraînerait un zonage progressif dans les fréquences des divisions. Les lois de notre figure géométrique sont alors énumérées ci-dessous :

1° il existe un gradient dans les fréquences de divisions, avec de haut en bas :

— un premier étage cellulaire (O) ne se divisant pas ;
— un groupe (X) des trois étages cellulaires suivants où la fréquence des divisions est faible (prenons par exemple une fois toutes les six unités de temps) ;
— un groupe (M) des trois étages suivants où la fréquence des divisions est forte (à chaque unité de temps) ;
— un groupe (D) des trois étages suivants où la division cellulaire se fait latéralement.

Les étages cellulaires inférieurs sont stables (A) (fig. 9 et 10).

2° Les cellules nouvellement produites par ces divisions se placent en fonction des pressions produites par les cellules voisines mais jamais vers le bas. Ce positionnement des cellules tient compte aussi d'une stabilité de forme dans les cellules qui ne sont pas en division en particulier dans (O) et dans (A).

3° Les divisions dans la zone (X) se feront alternativement de part et d'autre de l'axe vertical de la figure. Si nous supposons qu'une dissymétrie est apparue au temps 7, la zone (X) entrera en division pour le côté gauche aux temps 10, 16, 22, 28, etc. et pour le côté droit aux temps 13, 19, 25, 31 etc.

Les stades 6 et 7 (fig. 7) sont des stades intermédiaires entre la première phase et la deuxième : on y verra, pour la première fois, s'installer une zonation partielle et un début de dissymétrie.

De 1 à 7 on constate donc les passages suivants :

— stades sphériques, ou globulaires (1 à 5) possédant un centre de symétrie ;
— stade 6 possédant un axe de symétrie ;
— stade 7 possédant un plan de symétrie (fig. 9).

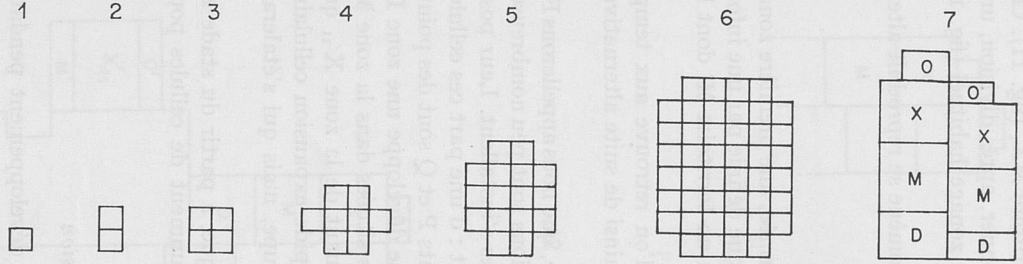


FIG. 9. — *Schéma des premières divisions. — Mise en place des « zonations »*

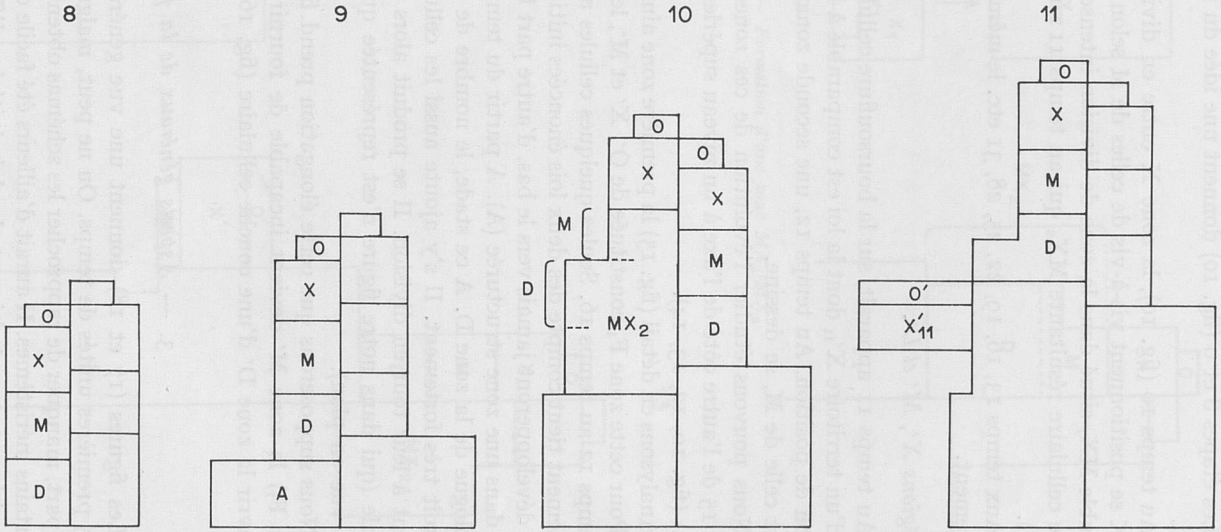


FIG. 10. — *Schéma de détail zone MX_2. — Apparition d'une expansion latérale*

2. — *Étude de détail de quelques zones*

1. *Région MX.*

Les étapes 8 et 9 (fig. 10) donnent une idée du fonctionnement du modèle ainsi défini.

Au temps 10 (fig. 10), la zone X entre en division. Les cellules X_1 produites par X se positionnent vis-à-vis de celles de M selon un territoire MX_1 (fig. 11). Cet ensemble MX_1 situé dans la zone de division intense va donner, après division, une masse cellulaire résultante MX_2 qui au temps 11 subira le zonage habituel (fig. 10 et 11).

Aux temps 13, 16, 19, 22, 25, 28, 31 etc. le même phénomène se reproduit alternativement.

2. *Régions X′, M′ et D′.*

Au temps 11 apparaît, sur la boursouflure cellulaire formée, une première zonation d'un territoire X'_{11} dont la loi est comparable à X puisque définie par une information de position. Au temps 12, une seconde zonation en un territoire M′ dont la loi est celle de M, se dessine.

Nous pouvons étudier l'évolution de ces zones que l'on retrouve aux temps 14 et 15 de l'autre côté de l'axe à un niveau supérieur (et ainsi de suite alternativement) (fig. 10, 12, 13, 14).

Analysons en détail (fig. 15) la première zone ainsi créée, que nous appellerons F_1.

Pour cette zone F_1 constituée de O′, X′ et M′, les divisions sont peu nombreuses du temps 12 au temps 16. Seules quelques cellules nouvelles s'installent. Leur positionnement tient compte des deux lois énoncées initialement : d'une part ces cellules ne se développeront jamais vers le bas, d'autre part les points P et Q sont des points fixes dans une zone structurée (A). A partir du temps 17 se développe une zone D′ homologue de la zone D. A ce stade, le nombre de cellules situées dans la zone M′ s'accroît très fortement. Il s'y ajoute aussi les cellules venant de la zone X'_{11} qui entrent à leur tour en division. Il se produit alors une rapide expansion cellulaire latérale (qui dans notre figure n'est représentée qu'en coupe, mais qui s'étalerait aussi vue en plan).

Nous supposerons que cette élongation prend fin lorsque, à partir du stade 20 (pour F_1) la zone M′ devient incapable de fournir suffisamment de cellules pour recouvrir la zone D′ d'une couche cellulaire (fig. 16).

3. — *Aspects généraux de la progression*

Les figures (17 et 18) donnent une vue générale du développement pendant les 25 premières unités de temps. On ne peut, malgré la simplicité extrême des lois de départ, manquer de rapprocher les schémas obtenus des phases de développement de certains méristèmes. Il aurait d'ailleurs été facile d'obtenir une analogie beaucoup plus saisissante en choisissant des lois initiales différentes.

On aurait, par exemple, pu rendre l'accroissement des taux de division plus progressif, d'une part les développements latéraux auraient alors pris des formes plus réelles, d'autre part une zone méristématique « d'attente » serait apparue. On

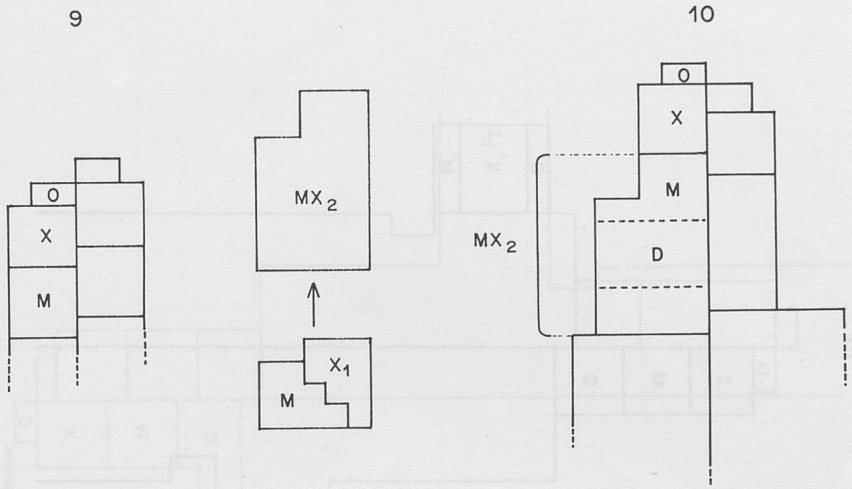


FIG. 11. — *Formation d'une zone* MX_1/MX_2

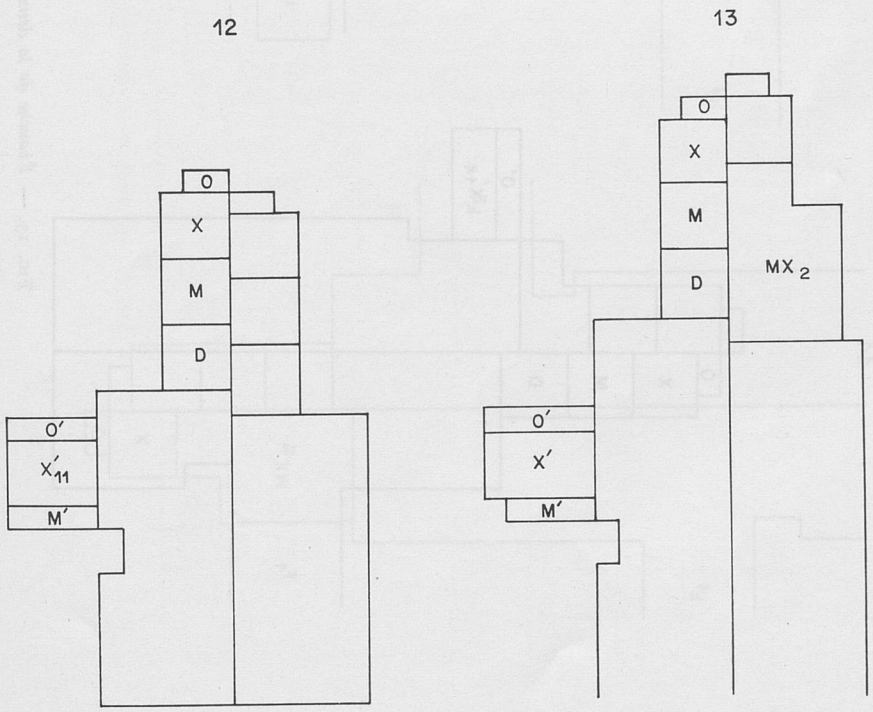


FIG. 12. — *Étapes dans le développement du modèle*

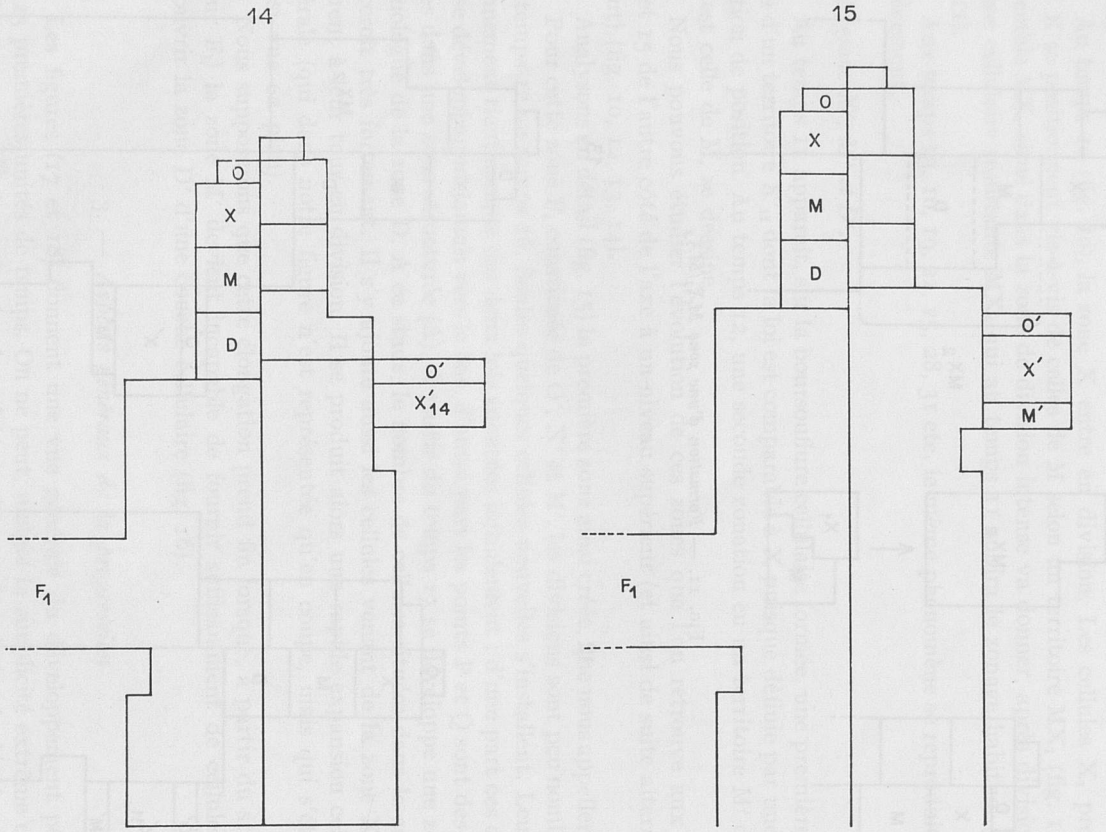


FIG. 13. — *Ébauche de la deuxième expansion*

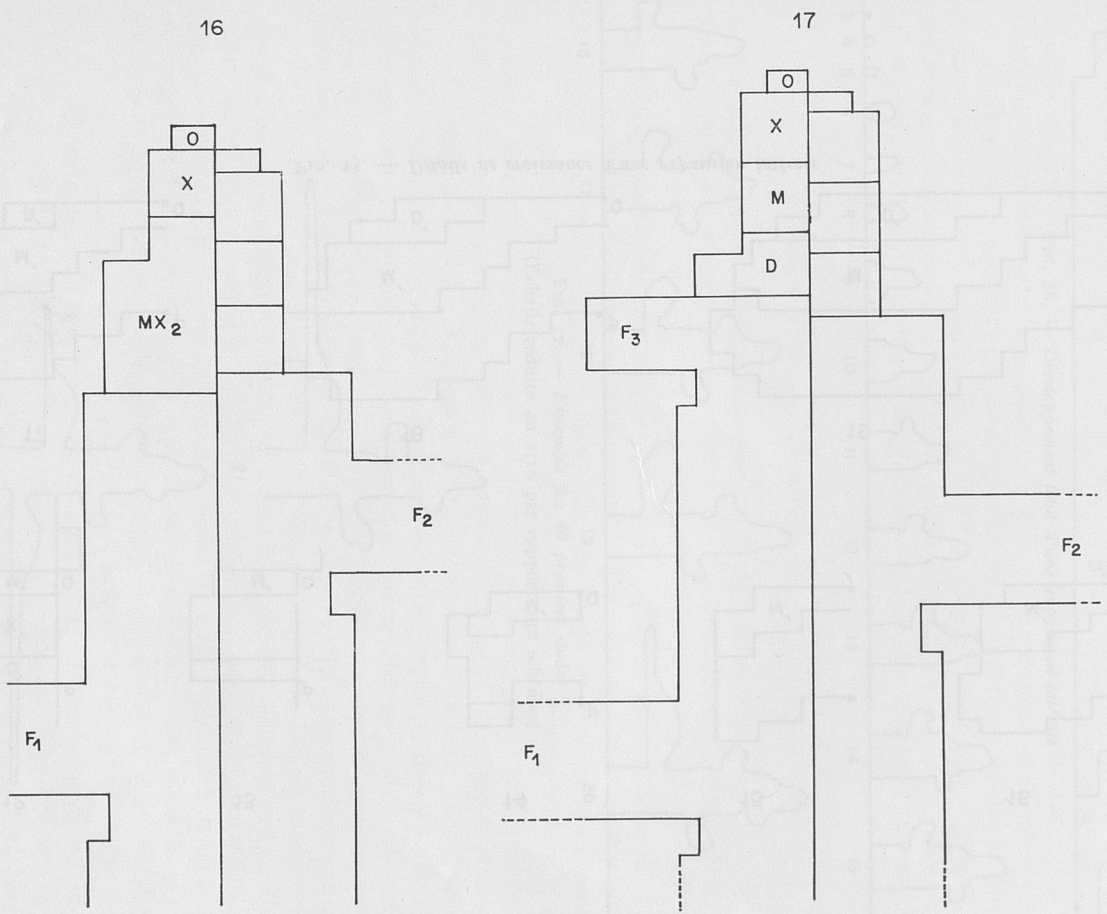


FIG. 14. — *Stades plus avancés*

FIG. 15. — *Détails de croissance d'une expansion latérale*

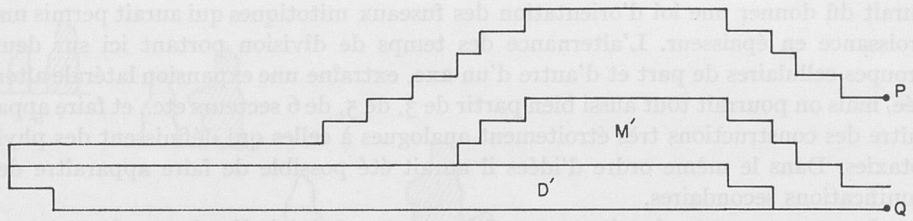


FIG. 16. — *Développement total d'une expansion latérale*

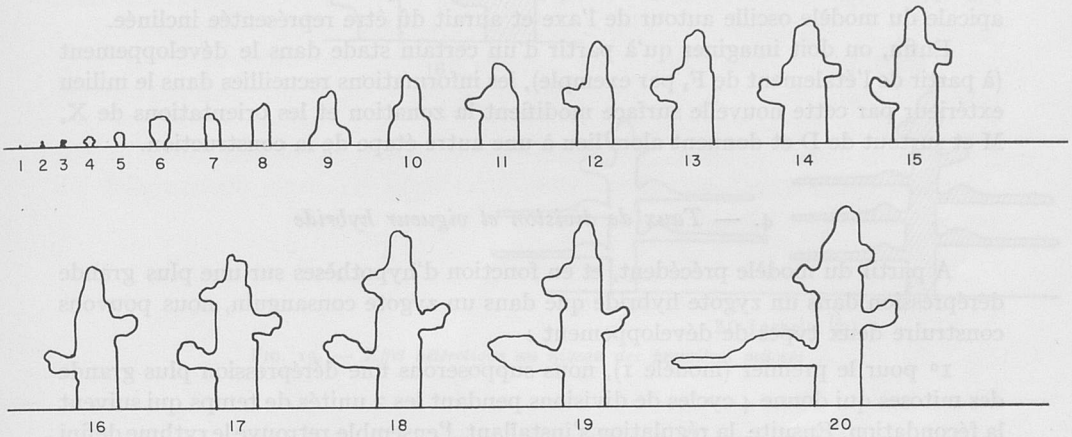


FIG. 17. — *Ensemble des 20 premiers stades*
(Échelle réduite au 1/10 par rapport aux schémas)

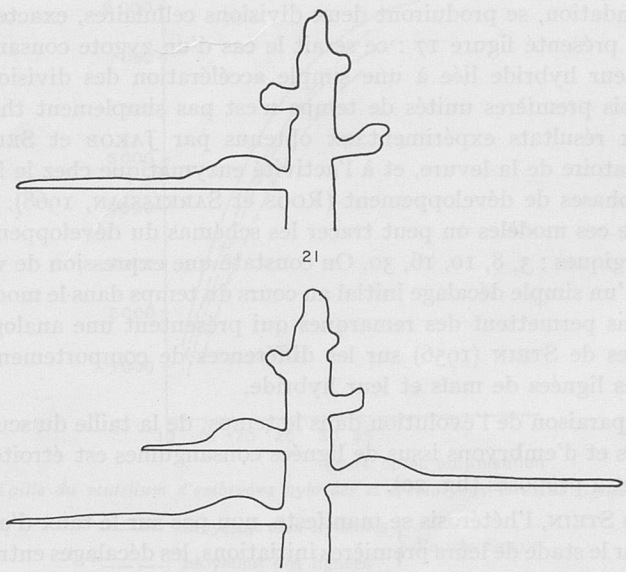


FIG. 18. — *Stades 21 et 25*
(Échelle réduite)

aurait dû donner une loi d'orientation des fuseaux mitotiques qui aurait permis une croissance en épaisseur. L'alternance des temps de division portant ici sur deux groupes cellulaires de part et d'autre d'un axe, extraîne une expansion latérale alternée, mais on pourrait tout aussi bien partir de 3, de 5, de 6 secteurs etc., et faire apparaître des constructions très étroitement analogues à celles qui définissent des phyllotaxies. Dans le même ordre d'idées il aurait été possible de faire apparaître des ramifications secondaires.

Les mouvements de circumnutation n'ont pas été indiqués sur les schémas (fig. 17) ; l'étude de détail des figures 2, 4, 5 et 6 montre qu'alternativement l'extrémité apicale du modèle oscille autour de l'axe et aurait dû être représentée inclinée.

Enfin, on doit imaginer qu'à partir d'un certain stade dans le développement (à partir de l'étalement de F_1 par exemple), les informations recueillies dans le milieu extérieur par cette nouvelle surface modifient la zonation et les orientations de X, M et surtout de D et donnent alors lieu à une autre étape de la construction.

4. — *Taux de division et vigueur hybride*

A partir du modèle précédent, et en fonction d'hypothèses sur une plus grande dérépression dans un zygote hybride que dans un zygote consanguin, nous pouvons construire deux types de développement :

1° pour le premier (modèle 1), nous supposerons une dérépression plus grande des mitoses qui donne 4 cycles de divisions pendant les 2 unités de temps qui suivent la fécondation. Ensuite, la régulation s'installant, l'ensemble retrouve le rythme défini dans le modèle précédent (fig. 17) : ce serait le cas d'un zygote hybride.

2° pour le second (modèle 2) pendant les deux premières unités de temps qui suivent la fécondation, se produiront deux divisions cellulaires, exactement comme dans le modèle présenté figure 17 : ce serait le cas d'un zygote consanguin.

Cette vigueur hybride liée à une simple accélération des divisions cellulaires pendant les trois premières unités de temps n'est pas simplement théorique : elle correspond aux résultats expérimentaux obtenus par Jakob et Sels (1963) sur l'activité respiratoire de la levure, et à l'activité enzymatique chez le Maïs au cours des premières phases de développement (Roos et Sarkissian, 1968).

A partir de ces modèles on peut tracer les schémas du développement à divers stades chronologiques : 3, 8, 10, 16, 30. On constate une expression de vigueur maintenue à partir d'un simple décalage initial au cours du temps dans le modèle 1 (fig. 19).

Ces schémas permettent des remarques qui présentent une analogie frappante avec les données de Stein (1956) sur les différences de comportement aux stades jeunes entre des lignées de maïs et leur hybride.

1° La comparaison de l'évolution dans le temps, de la taille du scutellum d'embryons hybrides et d'embryons issus de lignées consanguines est étroitement proche des modèles 1 et 2 proposés (fig. 20).

2° D'après Stein, l'hétérosis se manifeste, non pas sur le taux d'apparition des feuilles, mais sur le stade de leurs premières initiations, les décalages entre les hybrides et les lignées étant d'environ deux jours.

Dans notre schéma, l'ébauche de la première feuille apparaît au temps 9 pour le modèle 1 (correspondant à un zygote hybride) et au temps 11 pour le modèle 2.

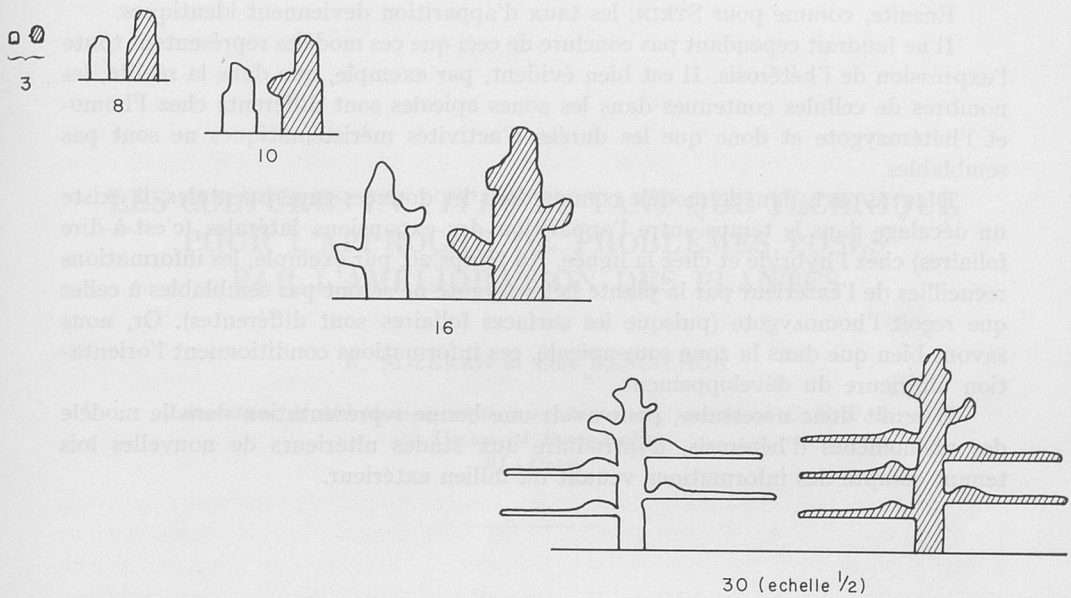


FIG. 19. — *Effet hétérotique au niveau des premières mitoses*

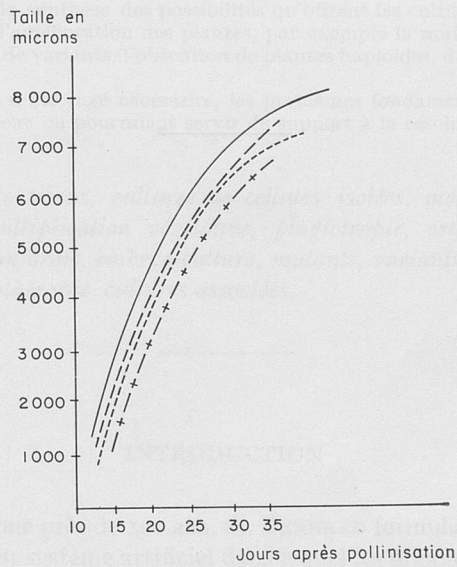


FIG. 20. — *Taille du scutellum d'embryons hybrides et d'embryons issus de lignées consanguines*

——— moyenne des hybrides
– – – – moyenne des lignées
} d'après STEIN

------ modèle 1
— + — modèle 2
} 15 jours = stade 10
20 jours = stade 16
35 jours = stade 30

Ensuite, comme pour STEIN, les taux d'apparition deviennent identiques.

Il ne faudrait cependant pas conclure de ceci que ces modèles représentent toute l'expression de l'hétérosis. Il est bien évident, par exemple, que dans la réalité, les nombres de cellules contenues dans les zones apicales sont différents chez l'homo- et l'hétérozygote et donc que les durées d'activités méristématiques ne sont pas semblables.

D'autre part, dans le modèle comme dans les données expérimentales, il existe un décalage dans le temps entre l'apparition des expansions latérales (c'est-à-dire foliaires) chez l'hybride et chez la lignée. Au temps 20, par exemple, les informations recueillies de l'extérieur par la plante hétérozygote ne seront pas semblables à celles que reçoit l'homozygote (puisque les surfaces foliaires sont différentes). Or, nous savons bien que dans la zone sous-apicale, ces informations conditionnent l'orientation ultérieure du développement.

Il serait donc nécessaire, pour avoir une bonne représentation dans le modèle des phénomènes d'hétérosis, d'introduire aux stades ultérieurs de nouvelles lois tenant compte des informations venant du milieu extérieur.

Ann. Amélior. Plantes. 1972, **22** (2), 167-185.

LES CULTURES *IN VITRO* EN TANT QUE TECHNIQUE POUR L'APPROCHE DE PROBLÈMES POSÉS PAR L'AMÉLIORATION DES PLANTES

R. NOZERAN et Line BANCILHON

Laboratoire de Morphologie végétale expérimentale, associé au C. N. R. S., Université Paris-Sud, 91 - Orsay

RÉSUMÉ

Il s'agit d'un essai de synthèse des possibilités qu'offrent les cultures *in vitro* pour aborder des problèmes posés par l'amélioration des plantes, par exemple la multiplication végétative, la production de mutants et de variants, l'obtention de plantes haploïdes, divers aspects de la phytopathologie.

Chaque fois que cela a été jugé nécessaire, les problèmes fondamentaux sont envisagés, en particulier lorsqu'ils servent ou pourraient servir de support à la résolution d'un problème pratique.

Mots clés : *cultures de tissus, cultures de cellules isolées, morphogenèse, étapes du développement, multiplication végétative, plagiotropie, orthotropie, reproduction conforme et non conforme, embryo-culture, mutants, variants, haploïdes, culture de méristèmes, thermothérapie, cultures associées.*

INTRODUCTION

En 1878, il y a donc près de 100 ans, Cl. BERNARD formulait les principes théoriques de la création d'un système artificiel dans lequel les organes pourraient survivre hors de l'influence de l'organisme entier.

Depuis cette période, cette orientation de recherche, lentement d'abord, d'une manière plus rapide ensuite, a permis de grands développements à la biologie.

Mais, plus spécialement en biologie végétale, ces techniques de culture *in vitro*, même si elles ont été un instrument efficace pour la connaissance, n'ont certainement pas encore été exploitées jusqu'à la limite des moyens qu'elles offrent.

Notre propos n'est pas de faire, ici, le point sur les découvertes qui ont jalonné les recherches des botanistes à la suite des travaux de Ph. R. WHITE établissant, en 1934, des cultures indéfinies de racines isolées de tomate, de R. J. GAUTHERET réalisant, la même année, les premières cultures de « tissus » à partir de fragments de formations secondaires détachées de divers arbres, de W. H. MUIR, A. C. HILDEBRANDT, A. J. RICKER effectuant avec succès, en 1954, les premières cultures de cellules isolées, de E. C. COCKING obtenant, en 1960, la production de protoplastes viables à partir de cellules végétales de divers tissus.

Nous ne voulons pas, non plus, rendre compte de toutes les possibilités qu'ouvrent ces divers types de techniques pour la solution de problèmes relevant de la science fondamentale. Plutôt, nous appuyant sur les faits connus aujourd'hui, en particulier grâce à ces techniques, nous tenterons d'attirer l'attention sur quelques-uns des horizons nouveaux qui se présentent à ceux dont la tâche est l'amélioration des plantes, s'ils veulent bien envisager cette orientation.

Nous exposerons les perspectives examinées sous deux rubriques d'inégale importance :

— D'abord celle concernant les possibilités offertes, d'une part, pour la multiplication conforme et, d'autre part, pour un élargissement du polymorphisme ne faisant pas intervenir les processus de la sexualité. Cette partie sera complétée par un examen rapide des derniers résultats acquis dans l'obtention de plantes haploïdes.

— La deuxième partie, moins fournie, sera consacrée à l'étude de problèmes posés par la phytopathologie, en liaison avec la multiplication végétative.

I. — MULTIPLICATION CONFORME ET NON CONFORME

Le premier aspect à considérer a trait aux possibilités de multiplication conforme et non conforme. Ceci peut concerner la phase diploïde ou la phase haploïde.

Cette multiplication peut être conçue comme un bouturage pur et simple faisant démarrer des bourgeons existants. Elle peut aussi être envisagée au travers de régénérations apparaissant par exemple sur des cals produits par la bouture, ou à partir de « cultures de tissus » (1). Cette multiplication peut encore être réalisée à partir de cellules isolées obtenues en plaçant, dans des conditions particulières, des cultures de « tissus ».

Enfin, nous indiquerons les perspectives ouvertes par la prolifération de cellules haploïdes produites normalement dans le cycle du végétal, au moment de la formation du pollen.

A. — *La reproduction « conforme » du sporophyte*

Nous avons parlé de reproduction conforme et non conforme. Mais il est, dès maintenant, indispensable de préciser le sens que nous donnons au terme reproduction « conforme ». Il s'agit d'un mode de multiplication conduisant à des individus

(1) Ces dernières sont en réalité des ensembles polymorphes, composés généralement de plusieurs types cellulaires, provenant de la prolifération désordonnée de méristèmes primaires ou secondaires présents dans les fragments de tissus ou d'organes mis en culture.

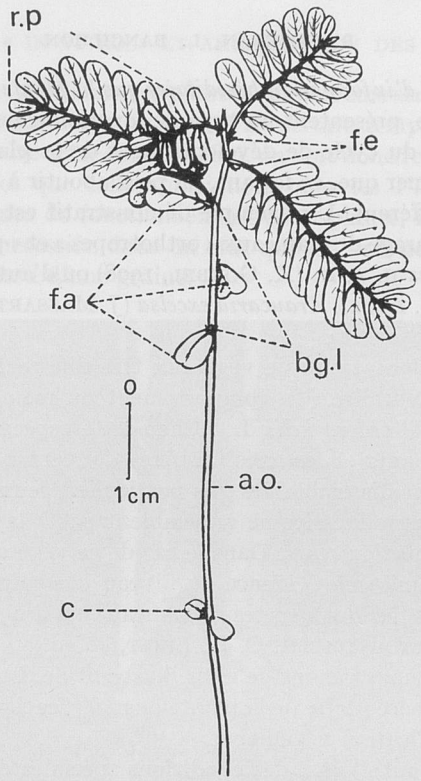


FIG. 1. — *Schéma d'ensemble d'un jeune individu de* Phyllanthus niruroides MULL. ARG.
c : cotylédon ; f. a. : feuilles assimilatrices ; f. e. : feuilles écailleuses ;
r. p. : rameaux plagiotropes ; a. o. : axe orthotrope ; bg. l. : bourgeons latents

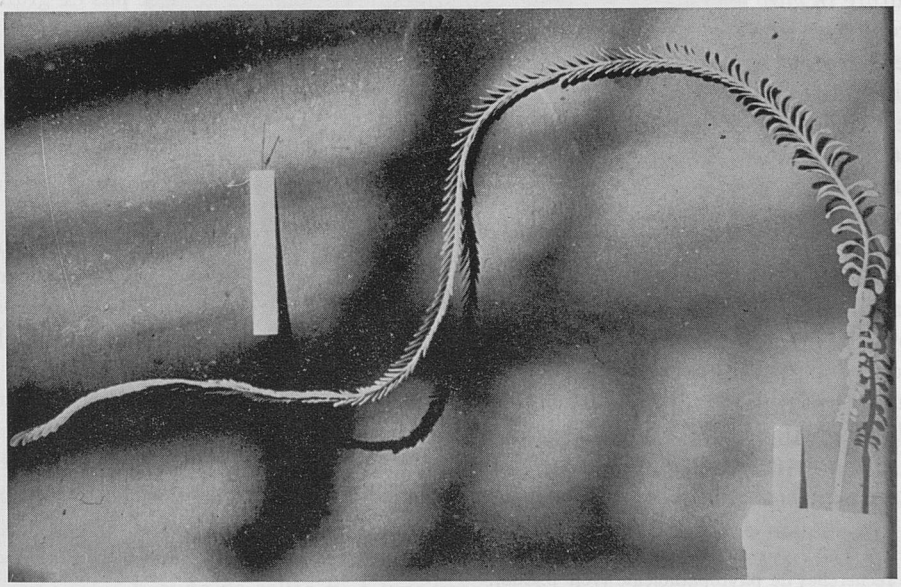


FIG. 2. — *Rameau plagiotrope bouturé de* Phyllanthus niruroides MULL. ARG.
On notera sa croissance « indéfinie » sur le mode plagiotrope

pourvus *du même stock d'information héréditaire que la plante dont ils sont issus* et qui, d'une manière intégrée, présentent un type de fonctionnement correspondant à tout ou partie bien définie du cycle de développement de la plante normale issue d'une semence. Il faut souligner que, ce faisant, on peut aboutir à des individus présentant un fonctionnement différent. Un exemple démonstratif est fourni par l'analyse des plantes issues du bouturage des rameaux « orthotropes » et « plagiotropes » de certains végétaux (*P. lathyroides* H. B. K. (K. GOEBEL, 1908) ou d'autres *Phyllanthus* (L. BANCILHON *et al.*, 1963) (fig. 1 et 2), *Araucaria excelsa* (J. MASSART, 1924), *Coffea arabica* L. (A. CARVALHO *et al.*, 1950), etc.

On obtient ainsi deux types de végétaux très différents bien que possédant la même information héréditaire. Un comportement du même type peut être mis en évidence chez le lierre (*Hedera helix* L.). Chez cette espèce, des boutures prélevées sur les rameaux grimpants et les axes florifères donnent naissance à des individus morphologiquement très dissemblables ; en particulier, ceux provenant des boutures prises dans la région reproductrice ne ressemblent pas à la forme normale : c'est le « lierre en arbre » des horticulteurs. Dans le cas de ce végétal, la divergence de fonctionnement a pu être mise en évidence au niveau tissulaire ; en effet, à partir des méristèmes secondaires des deux sortes de rameaux on a obtenu deux types de cultures de tissus (V. T. STOUTEMYER, O. K. BRITT, 1965).

Les exemples que nous venons de citer illustrent l'existence dans le fonctionnement de l'information héréditaire de la plante de modifications persistantes et conservées lors de la multiplication végétative.

Dans beaucoup d'autres cas, des conditions spéciales de culture, en particulier celles réalisées *in vitro*, peuvent amener des perturbations dans ce fonctionnement, provisoires car celles-ci liées au contexte écologique. Une première illustration sera apportée par les résultats d'expérimentations conduites sur des *Vitis*. La mise en culture *in vitro*, en tubes, de fragments de tiges de ces plantes ne pose pas de grands problèmes sauf ceux concernant l'élimination des champignons et bactéries (1). Celle-ci étant acquise, le bourgeon porté par l'implant se développe bien, même si le milieu de culture est simple (2). L'enracinement de l'implant primaire apparaît souvent difficile. Par contre, les portions d'axes prélevées aseptiquement sur la tige issue du bourgeon produisent très facilement des racines. Si la portion en question présente un bourgeon, celui-ci se développe (fig. 3) et peut être utilisé comme plante de départ pour d'autres boutures et ainsi de suite... Cette procédure est utilisée depuis une quinzaine d'années, au laboratoire, pour la multiplication de plusieurs génotypes y compris de certains qu'il est difficile, dans la pratique, de propager par bouturage. Un fait frappant mérite d'être signalé. Il concerne la nature des pousses fournies au cours des repiquages successifs. Celles-ci sont, au moins au point de vue morphologique, superposables à celles qui sont issues de la germination de la graine. En particulier (fig. 3), la phyllotaxie est rayonnante, au 2/5, alors que chez les *Vitis* adultes, elle est distique. Il n'y a jamais production de vrilles. Les individus obtenus ainsi *in vitro* peuvent être transplantés dans des pots remplis de terre. A condition de prendre un certain nombre de précautions, en particulier en évitant le dessèchement, on

(1) Cette mise en culture a été obtenue pour la première fois par R. GALZY (1961-1964), dans le cadre de recherches de phytopathologie (voir p. 180).

(2) Pour 1 000 cm³ d'eau : Knop au demi ; 0,5 ml de solution de Berthelot ; 17,5 de saccharose ; 8 g de Bacto-agar. Le pH est ramené à 6,5 avec NaOH.

obtient une bonne reprise. Au début, les plantes ont la même structure que celles issues de graines et, comme ces dernières, au bout d'un certain temps, acquièrent la constitution du végétal adulte. De cette constatation, on doit donc retirer que les conditions de culture *in vitro*, telles que celles pratiquées pour les *Vitis*, ont profondément modifié les caractéristiques de fonctionnement de la plante, maintenant celle-ci, au travers des repiquages successifs, dans un état qui est, très certainement, proche de celui du jeune individu issu d'une graine.

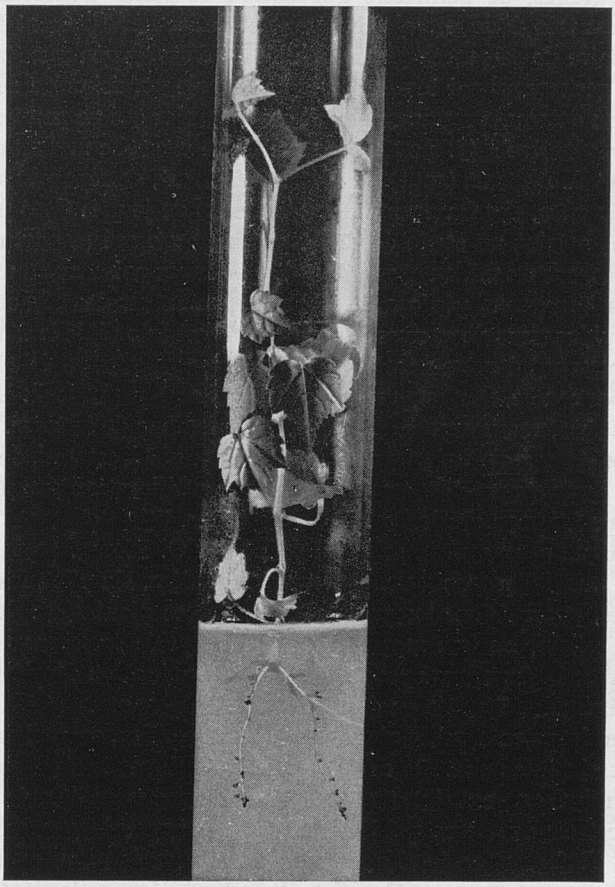


FIG. 3. — *Pied de vigne miniature, cultivé* in vitro *sur milieu nutritif gélosé et obtenu à partir d'un fragment de tige porteur d'un nœud*
On voit que la phyllotaxie est rayonnante et qu'il n'y a pas production de vrilles

Dans un autre ordre d'idées, un deuxième fait important est à signaler à propos de la vitesse potentielle de multiplication par cette technique d'un individu d'une variété de *Vitis*. Pour un hybride *V. riparia* MEHX. × *V. rupestris* SCHEELE, par exemple, un bourgeon issu d'une bouture d'axe à une feuille donne naissance, en deux mois, à une tige portant 12 feuilles étalées, c'est-à-dire susceptible de fournir 12 boutures. Chacune de celles-ci, à leur tour, au bout de deux mois, sont capables d'être à l'origine de 12 nouvelles boutures et ainsi de suite..., de sorte que, en un an,

à partir d'un seul bourgeon, on peut obtenir 12^6 boutures, soit 2 985 984 individus susceptibles d'être mis en terre et de donner un pied adulte.

Un comportement parallèle peut être noté à partir de boutures *in vitro* de *Citrus*. On sait que les *Citrus* intéressants pour l'agronomie sont propagés par greffage. La mise au point d'une technique de multiplication par boutures reste à réaliser, le pourcentage de reprise actuellement obtenu étant incompatible avec une utilisation agronomique rentable. Ce bouturage présenterait pourtant l'avantage, par exemple pour les porte-greffes, de permettre l'obtention de séries d'individus homogènes, obtention qui est très difficile, voire impossible à effectuer à présent dans la pratique par l'intermédiaire de semences (même s'il s'agit d'embryons nucellaires). De plus, concernant les recherches sur les viroses, « la grande précision de ce genre d'étude exige l'obtention de plants rigoureusement comparables qui ne peuvent être obtenus que par voie végétative » (J. Bové, 1957). Or, une nouvelle méthode mise au point par S. Bouzid et A. Lasram (1971) permet, maintenant, de repenser le problème. En effet, cultivés *in vitro*, des fragments d'entre-nœuds de jeunes tiges prélevés sur des individus ayant atteint un stade de développement avancé (à partir de deux ans), sont susceptibles, sur un milieu approprié (1), de donner naissance à un cal sur lequel s'élaborent des bourgeons néoformés. Ceux-ci présentent des caractères morphologiques des individus issus de graines. En outre, s'il est très difficile d'obtenir l'enracinement d'un fragment d'entre-nœud pris dans l'appareil végétatif de la plante en culture normale, par contre, des fragments prélevés sur ces axes issus du cal, s'enracinent très facilement et peuvent ensuite être transplantés dans de la terre. Ainsi, pour les *Citrus*, il existe désormais un moyen, non traditionnel il est vrai, de multiplication végétative qui pourra peut-être servir, après une amélioration des protocoles expérimentaux, dans les pays où l'on cultive ces plantes.

Une technique comparable, mise au point par G. Morel (1963-1964), permet aujourd'hui de multiplier industriellement les Orchidées. En effet, les apex de bourgeons dormants, présents sur les pseudobulbes de ces plantes, se développent, sur milieu minéral gélosé, en une masse globuleuse appelée *protocorme* à cause de sa ressemblance avec le *protocorme* provenant de la germination d'une graine. Ces procormes de régénération étudiés en détail par M. Champagnat *et al.* (1966) peuvent être découpés en fragments qui, repiqués sur le même milieu, engendrent de nouveaux protocormes et ainsi de suite. De cette façon, en quelques mois, à partir d'un apex de bourgeon unique, on peut obtenir un clone de plusieurs milliers de jeunes plantes.

Voici donc trois exemples qui illustrent la remarquable perturbation du fonctionnement de l'information héréditaire que la culture *in vitro*, au moins pour ces espèces, provoque et entretient. En effet, dans les trois cas, le végétal retrouve et conserve, au fil des repiquages successifs, *des* (ou, peut-être même, *les* ?) caractéristiques de la jeune plante issue d'une graine. Le déterminisme intime de ce phénomène est complètement inconnu.

Malgré les importantes modifications de fonctionnement relevées dans les trois cas précédemment mentionnés et provoquées par les conditions de culture *in vitro*, nous considérons néanmoins qu'il s'agit de reproduction conforme. En effet, ces mêmes végétaux, placés dans des conditions de milieu différentes, seraient capables alors de franchir toutes les phases de leur développement. Ainsi, si on repique en pleine

(1) Milieu de Murashige et Skogg additionné de 15 p. 100 de lait de coco, de kinétine, d'auxine à la concentration de 10^{-6} M.

terre les individus cultivés *in vitro* ils parcourent toutes les étapes d'une morphogenèse superposable à celle d'un végétal issu d'une graine.

Les exemples des Orchidées et des *Vitis* concrétisent la possibilité d'obtention, dans la pratique, d'un rythme de multiplication végétative tout à fait exceptionnel, exploité déjà, en particulier pour ce qui a trait aux Orchidées, par des horticulteurs et certainement susceptible d'être étendu à d'autres végétaux.

Avec les résultats acquis chez des *Citrus*, c'est la perspective ouverte de l'utilisation du bouturage pour des végétaux dont la production agronomique de clones n'est possible, jusqu'à présent, qu'au travers de la technique des greffes.

Peut-être pourra-t-on un jour étendre l'éventail de pratiques comparables, à des plantes que l'on sait uniquement multiplier par graines aujourd'hui et bouleverser ainsi, dans un sens positif, les conditions agronomiques actuelles de traitement de ces végétaux ?

Sans aller si loin on peut évoquer les perspectives intéressantes qu'ouvriraient, pour le sélectionneur, dans un programme d'amélioration d'une espèce herbacée, les possibilités de multiplication végétative « indéfinie » de certains génotypes.

Mais si, pour certaines espèces, comme la Vigne, la culture *in vitro* ne présente pas de difficulté particulière, dans nombre d'autres cas, l'expérimentateur va se trouver confronté à des problèmes. Ceux d'une part, du milieu qui doit être ajusté aux conditions exigées par la plante. Ceux aussi, nous dirons presque surtout,concernant la nature de l'implant. Pour les chercheurs qui connaissent quelques-unes des lois qui réagissent la morphogenèse des végétaux, il est clair que le comportement de toutes les portions de la plante n'est pas identique.

En l'état actuel de nos connaissances, il nous paraît préférable, pour la mise en train de cultures, de choisir les parties végétatives dont on peut affirmer maintenant qu'elles sont les plus proches de l'état de la jeune plante issue de graine.

D'une part, il s'agit des zones proches des racines. On a pu prouver, en effet, que le système racinaire tout en gardant lui-même, sous divers aspects, des caractéristiques de la jeune plante issue de la graine a un rôle retardateur sur le processus de modification du fonctionnement de l'information héréditaire pour les parties qui sont proches de lui. Ainsi peut-on constater que les drageons nés des racines ou les rameaux issus de la zone basale aérienne des végétaux présentent des caractères du jeune individu né d'une semence. Ils montrent, en particulier, une capacité à former des racines adventives chez diverses espèces arborescentes (J. Doorenbos, 1965), la propriété de retenir leurs feuilles en hiver, chez le hêtre ou le chêne par exemple (M. Schaffalitzky de Muckadell, 1954, 1959) ou encore une aptitude à produire des épines vigoureuses chez les *Citrus* (H.-J. Webber ; L. D. Batchelor, 1948), ce qui s'observe normalement chez ces derniers végétaux, au cours des premiers stades de leur développement, après les trois premières aisselles basales.

D'autre part, sont en cause les portions situées à proximité plus ou moins immédiate des organes reproducteurs. On sait, en effet que l'individu contenu dans la semence est la conséquence d'une suite de processus intervenant à un niveau précis dans la chaîne de phénomènes se déroulant tout au long de la vie du végétal et qui déterminent le retour à un mode de fonctionnement de l'information héréditaire très comparable (sinon identique) à celui existant chez le jeune végétal contenu dans la graine de la génération précédente. On a pu montrer (R. Nozeran, L. Bancilhon, P. Neville, 1971) que ce « retour en arrière » n'est pas cantonné seulement comme

on pourrait le penser, lors de la formation des cellules sexuelles, mais se produit par étapes, intervenant à des niveaux plus ou moins proches de celles-ci. Il n'est donc pas étonnant que, par exemple, J. MARGARA (1969, 1970) ait pu observer, en culture *in vitro*, une gradation dans l'aptitude des tissus de plusieurs espèces à la néoformation de bourgeons et que cette aptitude au bourgeonnement soit maximale lorsque ces tissus proviennent de la tige florifère (chez *Daucus carota* L. et *Brassica oleracea* L., var. *botrytis*) ou du pédoncule floral (chez *Beta vulgaris* L.). De la même façon, MEIRA ZIV, A. H. HALEVY et RUTH SHILO (1970) ont montré, sur un milieu de Murashige et Skoog un peu modifié, une bien plus forte propension à la régénération d'organes et de plantes entières à partir de disques prélevés sur de jeunes hampes inflorescentielles de *Gladiolus* que sur tout autre fragment d'organe appartenant à ce même végétal. Des résultats analogues ont été obtenus chez le *Petunia hybrida* HORT. ex VILM. var. *Rose du Ciel* (Y. DEMARLY, C. BUNISSET, c. v.).

Sans doute doit-on encore interpréter, au travers de phénomènes de ce type la facilité avec laquelle on obtient, chez diverses espèces de *Citrus*, des cultures de tissus à partir de certaines cellules de différentes parties du fruit (C. A. SCHROEDER ; C. SPECTOR, 1957 ; H. A. KORDAN, 1958, 1963 ; J. P. NITSCH, 1965 *a*) alors que c'est très difficile à partir de n'importe quel tissu cambial de la plante adulte (J. BOVÉ, G. MOREL, 1957).

Un comportement analogue existe aussi chez d'autres végétaux. On sait, en effet, assez couramment à l'heure actuelle, réaliser chez plusieurs espèces fruitières la croissance *in vitro*, voire même la prolifération, de divers fragments de fruit alors que, chez ces mêmes espèces, on rencontre beaucoup plus de difficultés pour réussir des cultures de tissus de portions végétatives. Ainsi a été déjà effectuée par exemple la culture *in vitro* du péricarpe de l'Avocat (*Persea americana* MILL.); C. A. SCHROEDER, 1955, 1961 *a* et *b*), du mésocarpe de la Pomme (D. S. LETHAM, 1958, 1960 ; J.-P. NITSCH, 1959, 1963) et de la Poire (J.-P. NITSCH, 1963), du mésocarpe et de l'endocarpe de la Pêche (J.-P. NITSCH, 1965 *b*).

Les informations apportées par l'expérimentation à venir contribueront à la continuation de la mise à l'épreuve de ces conclusions tirées de l'étude de la morphogenèse végétale. Mais, en tout état de cause, elles nous semblent d'ores et déjà, devoir être prises en compte, au moins comme hypothèse de travail par les expérimentateurs.

Mais puisque nous en sommes venus à parler de l'utilisation des portions « jeunes » des végétaux, peut-être est-ce ici que nous devons dire quelques mots concernant l'emploi de la culture *in vitro* des jeunes plantes contenues dans la graine et qui sont habituellement qualifiées d'embryons.

En effet, on peut envisager de se servir de l'embryo-culture en vue de la multiplication végétative d'une espèce (Ad. NUCHOWICZ, 1955). Pour la poursuite de ce résultat, l'utilisation des embryons présente, sauf exceptions, l'inconvénient, de s'adresser à un organisme dont le potentiel héréditaire peut être inconnu. Il est possible, il est vrai, dans un certain nombre de cas, de pallier cette difficulté.

Mais l'embryo-culture offre, par contre, des avantages importants dans certains autres cas. Par exemple, elle permet de cultiver, sans attendre, des plantes dont les graines montrent une dormance, à condition que celle-ci ne soit pas intrinsèque à l'embryon ; et encore, dans ce cas, des techniques de microchirurgie peuvent être susceptibles de la lever. Ainsi, par exemple, grâce à ce type de culture, on peut obte-

nir la germination immédiate de la jeune plante de *Panicum maximum* JACQ., Graminée intertropicale africaine (J. RÉNÉ, c. v.), alors que, dans les conditions normales, il faut attendre plusieurs mois pour observer une éventuelle germination. Ce résultat a évidemment, une incidence importante dans le programme d'amélioration de cette plante entrepris par MM. D. COMBES, J. PERNES, R. RÉNÉ-CHAUME, J. RÉNÉ au centre O. R. S. T. O. M. d'Adiopodoumé, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

Cette technique permet aussi de parvenir au développement d'embryons qui, dans les conditions habituelles, en sont incapables par suite d'incompatibilités à l'intérieur de la graine. Un des premiers résultats acquis dans ce domaine a été celui de F. LAIBACH (1929) qui a réussi à obtenir, de cette façon, la croissance des deux hybrides interspécifiques jusqu'alors jamais observés entre *Linum perenne* LINN. et *Linum austriacum* LINN. Des succès similaires ont été enregistrés dans des croisements entre variétés de Pêcher (M. A. BLAKE, 1939 ; W. E. LAMMERTS, 1942), dans *Secale cereale* × *Hordeum jubatum* LINN. (R. A. BRINK, D. C. COOPER, L. E. AUSHERMAN, 1944) et tout particulièrement dans des hybrides de Solanacées (*Solanum* : C. A. JORGENSEN, 1928 et *Datura* : A. F. BLAKESLEE, S. SATINA, 1944 ; A. F. BLAKESLEE, 1945 ; S. W. MCLEAN, 1948) ou du genre *Oriza* (J. J. NILES, 1951 ; W. T. BUTANY, 1958 ; T. NAKAJINIA, H. MORISHIMA, 1958 ; J. BOUHARMONT, 1961 et A. B. SAPRE, 1963). De même la transplantation d'embryons d'une espèce donnée sur un albumen d'une autre espèce du genre différent a permis, en culture sur terre stérile, l'obtention de plantes présentant des caractéristiques physiologiques nouvelles qui permettent en particulier des hybridations entre les plantes productrices de l'embryon et celles donnant l'albumen. C'est en opérant ainsi que V. E. PISSAREV et N. M. VINOGRADOVA (1944) ont pu augmenter très sérieusement le nombre de plantes hybrides recueillies entre certaines variétés de *Triticum vulgare* VILL. et d'*Elymus arenarius* LINN. et O. L. HALL (1954, 1956) entre avoine et seigle de printemps.

Voici donc déjà, sous la rubrique de la reproduction conforme du sporophyte végétal, un groupe de problèmes pouvant dès maintenant justifier, voire dans certains cas exiger, l'utilisation de la technique de culture *in vitro*.

Nous n'avons envisagé jusqu'à présent que des types de fonctionnement faisant intervenir, soit la morphogenèse normale (croissance de bourgeons existants), soit des processus nécessitant la réalisation de cals primaires. On peut certainement aller plus loin, compte tenu des connaissances acquises à ce jour. Par exemple on peut envisager la multiplication végétative en passant par l'intermédiaire de cultures de « tissus » ou de cellules isolées. On sait, en effet, à partir de celles-ci, pour certaines plantes, trouver le conditionnement susceptible de provoquer la morphogenèse d'individus complets susceptibles d'être mis en terre, sous réserve évidemment de précautions après le repiquage. Ainsi par exemple, en utilisant un conditionnement adéquat, on est en mesure de produire, chez *Daucus carota* L., la prolifération de cellules isolées obtenues à partir de cals provenant de parties variées de la plante (racines, pétioles, etc.). Il est d'ailleurs intéressant de constater que, pour ces cellules, le phénomène de « réjuvénation » apparaît comme quasiment total. En effet, elles donnent naissance à des structures qui rappellent étonnamment les embryons normaux contenus dans la graine, la ressemblance pouvant aller même jusqu'à l'existence de « cotylédons ». Bien plus, les stades « embryoïdes » de leur ontogenèse sont analogues (stade de quatre cellules arrangées linéairement, pro-embryon avec suspenseur, stade globuleux etc. (W. HALPERIN, D. F. WETHERELL, 1964, 1965 *a* et *b*).

Mais, dans la plupart des cas, il n'apparaît pas nécessaire, pour la réalisation de la simple multiplication végétative, d'avoir à utiliser de telles techniques tout de même relativement complexes ; les techniques précédentes plus simples devraient couvrir les besoins.

B. — *La reproduction non « conforme » du sporophyte*

Il en va autrement si on envisage le problème, non pas sous l'angle de la multiplication végétative pure et simple, mais plutôt sous celui de la possibilité, à travers elle, d'augmenter le potentiel de polymorphisme de l'espèce considérée. L'obtention de ce polymorphisme peut être considérée comme relevant de deux voies : la création de mutants ou celle de variants.

a) *La création de mutants.*

D'abord pourquoi pensons-nous que l'obtention de mutants puisse valablement relever de ces techniques de culture *in vitro* ? La base du raisonnement s'appuie sur le fait que la production d'individus à génotypes modifiés est relativement difficile à partir de plantes entières. En effet, l'agent inducteur de la mutation agit bien, au niveau des méristèmes, sur un certain nombre de cellules qui d'ailleurs éventuellement peuvent avoir une descendance. Mais étant donné la grande complexité et la dimension du méristème. il y a infiniment peu de chances que soient touchées toutes les cellules qui vont assurer directement la continuation de l'ensemble des processus de croissance et de développement du dit méristème. On obtiendra donc, au mieux, une chimère qu'il faudra ensuite exploiter, en tentant de faire développer des bourgeons à partir de la zone mutée ou qu'on présume telle. Autrement dit, dans ces conditions, la création de mutants apparaît comme étant peu pratique, surtout lorsqu'il s'agit d'en produire à partir de plantes ligneuses.

La technique sera plus avantageuse si, au lieu d'opérer sur le méristème d'un bourgeon, c'est-à-dire sur un ensemble déjà complexe, on peut faire porter l'influence mutagène sur une ou un petit nombre des cellules qui donneront naissance au méristème de ce bourgeon. C'est une possibilité qu'offrent certains végétaux possédant des séries de bourgeons et présentant donc, à une même aisselle foliaire, certains d'entre eux à l'état parfaitement constitué alors que d'autres sont encore à l'état d'ébauche paucicellulaire. Une telle situation existe, par exemple, chez les Caféiers ; en éliminant tous les bourgeons visibles d'une aisselle et en traitant ensuite celle-ci avec de la colchicine, on a pu obtenir (F. Berthou, 1970, c. v.), avec un gros pourcentage de réussite, des rameaux mutants en entier ou dans une forte proportion de leurs tissus. La production de mutants, dans des cas de ce type, peut donc être bien moins aléatoire que celle réalisée par les procédés classiques.

On peut certainement encore améliorer la technique en utilisant les cultures de tissus ou, mieux sans doute, les cellules isolées. Dans les premières, il est clair, en particulier lorsque le bourgeonnement est intense, que les bourgeons néoformés le sont à partir d'un petit nombre de cellules. Si celles-ci présentent une mutation, tout le bourgeon qui en est issu en sera pourvu. Il en est de même, en plus sûr, des cellules isolées car toute mutation obtenue au niveau d'une cellule passe forcément dans la descendance de celle-ci qui doit constituer le nouvel individu.

Ainsi donc, apparaît-il que grâce à ces techniques, on devrait, à partir d'un

génotype donné, réussir plus facilement la fabrication de mutants, ce terme étant pris dans son sens le plus large concernant l'ensemble du matériel héréditaire tant nucléaire que cytoplasmique.

N'a-t-on pas raison de croire que les possibilités dans ce domaine peuvent être encore élargies grâce à l'utilisation des protoplastes dont on peut penser qu'il est possible de leur modifier ou de leur faire perdre, peut-être plus facilement qu'à des cellules complètes avec leur membrane pecto-cellulosique, une partie de l'information héréditaire qu'ils portent dans leur cytoplasme ?

b) *Obtention de variants.*

Le même raisonnement peut-il être valable concernant les variants ? Pas entièrement, au moins à notre avis ; en tous cas, pas toujours.

Et d'abord, qu'entendons-nous par variants ? Il s'agit de végétaux qui, nantis du même patrimoine héréditaire que l'individu dont ils sont issus, montrent, d'une manière intégrée et persistante, un mode de fonctionnement de l'information génétique ne correspondant pas à celui normalement connu dans la vie de la plante. L'exis-

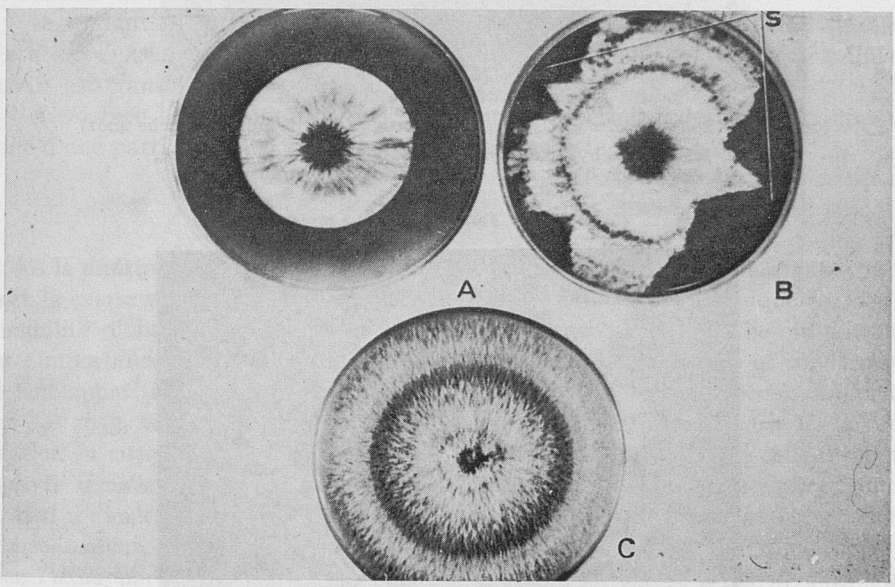


FIG. 4. — Pestalozzia annulata *B. et C.*
A : Thalle de type initial (jeune).
B : Thalle de type initial (plus âgé que le précédent) présentant des secteurs modifiés S.
C : Thalle de type modifié. (Photographies aimablement fournies par J. CHEVAUGEON)

tence, déjà signalée, de certaines formes de fonctionnement automaintenues, observées lors du bouturage de rameaux « orthotropes » et « plagiotropes » et qui, dans le cas du Lierre, peuvent être aussi mises en évidence au niveau des cultures de tissus provenant de ces deux types de rameaux, peut servir d'illustration de la possibilité d'obtention de telles sortes de variants. Mais, d'autres exemples dans lesquels on est en présence d'un fonctionnement aberrant par rapport au mode de fonctionnement habituel du génome, sont plus adéquats. Nous pensons, en particulier, aux diffé-

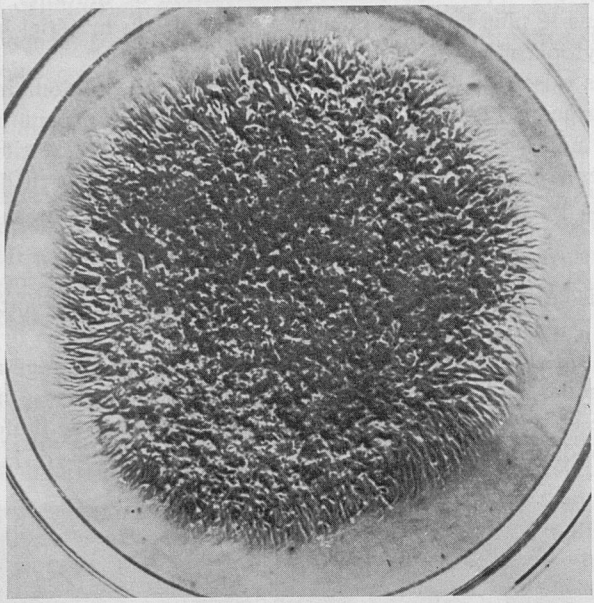


FIG. 5. — *Thalle initial de l'*Ustilago cynodontis (PASS.) P. HENN. (souche 4001)
Les faisceaux d'hyphes érigés sont visibles sur toute la surface, à l'exception d'une zone étroite périphérique transparente

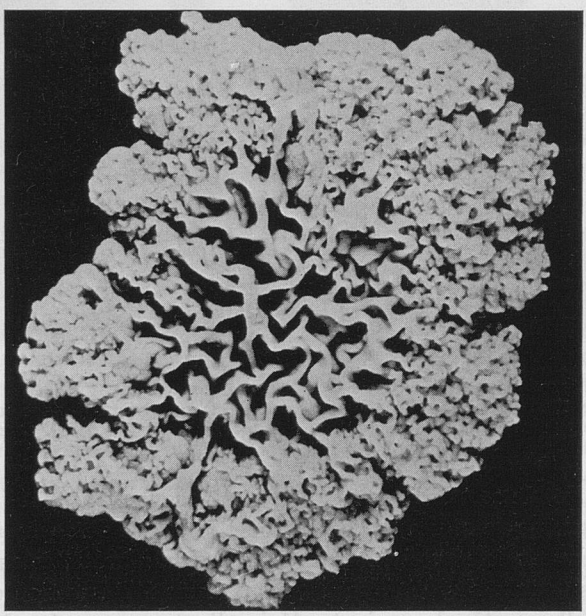


FIG. 6. — *Thalle modifié de l'*Ustilago cynodontis (PASS.) P. HENN. (souche 4001), âgé de trois mois

rences quantitatives provoquées par la multiplication végétative de certaines Graminées (E. L. BREESE, H. D. HAYWARD, A. C. THOMAS, 1965 ; J. PERNES, D. COMBES, R. RÉNÉ-CHAUME, 1968), à l'existence, en culture *in vitro*, de deux formes, « initiale » et « modifiée », du thalle de nombreux champignons (J. CHEVAUGEON, Ch. LEFORT, 1960, (fig. 4) ; R. NOZERAN, S. CHEVALIER, 1965 (fig. 5 et 6) ; J. CHEVAUGEON, 1968).

Nous pensons qu'en plaçant dans des conditions inhabituelles le végétal, ou plutôt des portions de celui-ci, détachées des corrélations avec d'autres qui, sur l'individu « normal », ont un type de fonctionnement différent, il est possible d'isoler, lors de régénérations à partir de certains groupes de cellules, des variants dont l'information héréditaire fonctionne de façon particulière.

Les cultures de tissus et de cellules isolées, présentent certaines des caractéristiques requises pour arriver éventuellement à ce résultat.

Mais il ne faut pas oublier que, chez certains champignons (*Pestalozzia annulata* B. et C.), la perte d'un type de fonctionnement « modifié » peut être obtenue en se servant d'implants petits ou de cellules (J. CHEVAUGEON, 1968). Un tel fait permet de se demander si, chez les plantes supérieures, pour l'isolement de tel type de variant, les cultures de cellules isolées sont bien adéquates ?

Cependant, il faut souligner aussi que, chez un autre champignon (*Ustilago cynodontis* (PASS.) P. HENN., la modification est si bien inscrite au niveau cellulaire qu'elle est transmise par une seule cellule (S. CHEVALIER, 1967).

Aussi bien la confrontation avec des données expérimentales nouvelles apparaît donc d'une particulière nécessité pour résoudre cette indétermination.

C. — *La production d'haploïdes*

A la multiplication végétative, à la production de mutants et de variants concernant la phase sporophytique, on doit ajouter à l'actif de la technique *in vitro* la possibilité d'obtention d'individus d'haploïdes : nous n'avons pas besoin d'insister sur l'importance du rôle des haploïdes en amélioration des plantes et sur la rareté de leur apparition spontanée dans les populations des diverses espèces. Rappelons que dès 1953, W. R. TULECKE obtenait avec succès chez *Ginkgo biloba* L. la prolifération *in vitro* du tissu haploïde du gamétophyte mâle tandis que celle du gamétophyte femelle ne fut réussie, par ce même auteur, sur la même espèce, qu'une dizaine d'années plus tard. Des cas de prolifération semblables ont été observés, ultérieurement, avec le pollen d'autres Gymnospermes, par W. R. TULECKE (1959) chez *Taxus*, par W.R. TULECKE et N. SEHGAL (1963) chez *Torreya nucifera* (L.) SIEB. et ZUCC., par R. N. KONAR sur *Ephedra foliata* BOISS. et KOTSCHY ex BOISS. (1963) et par J. M. BONGA et D. P. FOWLER sur *Pinus resinosa* TORR. (1970).

Mais c'est chez quelques Angiospermes, par culture d'anthères sur certains milieux synthétiques, que les résultats les plus intéressants et les plus spectaculaires ont été notés dans le devenir des grains de pollen.

La transformation des cellules du gamétophyte mâle en embryons haploïdes fut réalisée, pour la première fois, en 1966 par S. GUHA et S. C. MAHESHWARI dans des cultures d'étamines de *Datura innoxia* MILL. Mais ces auteurs ne poursuivirent pas leurs travaux dans cette direction. Aussi ce sont d'autres chercheurs qui aboutirent à la production de plantes haploïdes complètes à partir de grains de pollen. Ainsi la formation d'individus haploïdes fut induite, en particulier, chez divers

Nicotiana (J.-P. BOURGIN, J.-P. NITSCH, 1967 ; J.-P. NITSCH, 1969 ; M. TANAKA, K. NAKATA, 1969 ; SUNDERLAND N., F. M. WICKS, 1969), mais aussi chez *Oryza sativa* L. (H. NIIZEKI, K. OONO, 1968), chez *Brassica oleracea* L. (T. KAMEYA, K. HINATA, 1970) et chez un hybride *Festuca* × *Lolium* (W. NITSZCHE, 1970). Tout récemment, C. RAQUIN c. v. a obtenu des résultats intéressants dans ce domaine sur *Petunia* et G. PELLETIER, C. RAQUIN, G. SIMON (1972) sur *Asparagus officinalis* L.

Mais la généralisation de cette technique pour la production, à volonté, d'individus haploïdes (ou polyhaploïdes) pose encore beaucoup de problèmes. Elle n'en reste pas moins une voie d'ores et déjà féconde et, dans le futur, riche de promesses, pour ceux qui s'occupent d'amélioration des plantes.

La perspective s'élargit encore beaucoup si on envisage l'utilisation de ces tissus ou cellules haploïdes obtenues *in vitro* pour la réalisation d'au moins certains des objectifs que nous avons exposés, plus haut, pour le sporophyte.

II. — A PROPOS DE QUELQUES PROBLÈMES DE PHYTOPATHOLOGIE

Concernant certaines possibilités offertes par les techniques de culture *in vitro*, le deuxième volet à examiner a trait à des aspects de leur utilisation pour la solution de problèmes de phytopathologie étroitement connectés aux nécessités de l'amélioration des plantes.

Est-il besoin de rappeler que c'est grâce aux cultures de méristèmes *in vitro* que des variétés intéressantes, mais entièrement contaminées, de diverses plantes : dahlias (G. MOREL, C. MARTIN, 1952 ; F. O. HOLMES, 1955), pommes de terre (G. MOREL, C. MARTIN, 1955 *a* et *b* ; B. KASSANIS, 1957 ; F. E. MANZER, 1959), orchidées (G. MOREL, 1960), œillets (R. BAKER, D. J. PHILLIPS, 1962), fraisiers (R. O. BELKENGREN, P. W. MILLER, 1962), framboisiers (A. T. BOLTON, L. H. TURNER, 1962), tabacs (C. MARTIN, H. DULIEU, M. CARRÉ, 1967) etc., ont pu être débarrassées de viroses qui auraient rendu improbables, sinon condamné les possibilités de leur utilisation ultérieure ?

De même la thermothérapie qui a fait ses preuves contre certaines viroses (B. KASSANIS, 1954 ; B. KASSANIS, A. F. POSNETTE, 1961 ; G. MOREL, C. MARTIN, J. F. MULLER, 1968) et maladies à mycoplasmes (L. O. KINKEL, 1936, 1941, 1942 ; V. VALENTA, 1962 ; C. MARCHOUX *et al.*, 1970) est d'une efficacité bien plus grande sur des végétaux cultivés *in vitro* que plantés dans des pots. Outre le fait que les phénomènes d'évaporation entraînant des modifications de température des surfaces concernées n'existent pratiquement pas chez les plantes en tubes, celles-ci en outre, supportent des températures plus élevées et durant des périodes plus importantes. La suppression, par cette technique, de certaines formes du court-noué de la vigne est à porter au crédit de la méthode (R. GALZY, 1961, 1964, 1966, 1969).

Mais les cultures *in vitro* peuvent permettre de résoudre d'autres problèmes qui se posent en phytopathologie.

Ainsi la technique de culture de tissus peut être mise utilement à profit pour élucider les relations physiologiques qui s'établissent entre un hôte et son parasite. Déjà des acquisitions ont été réalisées, dans ce domaine, grâce à la technique de

cultures associées de tissus et de champignons ou de virus parasites. Rappelons, à ce sujet, que G. MOREL (1948) a réussi à obtenir de cette façon la culture *in vitro* de deux espèces de champignons parasites obligatoires (le mildiou et l'oïdium de la vigne) et celle de plusieurs virus (virus de la Mosaïque du tabac, virus X et Y de la pomme de terre).

Il est intéressant de mentionner encore que, grâce à la culture *in vitro*, J. ROUSSAUX (1969) a pu étudier de façon précise sur le pois (*Pisum sativum* L.), les modifications dues à l'infection du *Corynebacterium fascians* (TILFORD) DOWSON et rechercher le mode d'action de cette bactérie.

Mais on peut valablement penser que d'autres acquisitions sont possibles. Demain, sans doute, des cultures de parasites viraux ou mycoplasmiques sur culture de tissus ou cellules isolées de plantes hôtes permettront de mieux connaître ces hôtes souvent indésirables et de lutter efficacement contre eux.

A ces perspectives, peut-être doit-on ajouter que des cultures associées de tissus de deux espèces dont l'une résistante à un parasite donné (champignon, par exemple) seront susceptibles de permettre la création de plantes « *chimères périclines* » dont la protection au parasite en question sera assurée par le revêtement fourni par le végétal résistant.

CONCLUSIONS

Nous n'avons pas la prétention de considérer que ce qui précède couvre la totalité des champs d'exploitation de la culture *in vitro* dans l'amélioration des plantes. Nous avons négligé, peut-être à tort, des aspects, certains très importants, touchant par exemple aux possibilités que cette technique ouvre pour l'analyse de la physiologie de la plante : biochimie et métabolisme de divers aspects de la croissance et du développement, déterminisme de la synthèse de certains composés utiles (essences, latex, alcaloïdes, antibiotiques...). Peut-être aussi, des possibilités existent-elles à partir de cultures de fleurs (P. PAULET, J. P. NITSCH, 1964 *a* et *b* ; D. AGHION-PRAT, 1965 ; J. P. NITSCH, C. NITSCH, 1965, 1967) et de production de fruits *in vitro* (J. P. NITSCH, 1959 *a* et *b*, 1951, 1963) ? Sûrement aussi, l'avancement des connaissances scientifiques et des techniques élargira-t-il encore l'éventail des perspectives.

Mais, d'ores et déjà, l'exploitation du « connu » nous apparaît comme étant riche de nombreuses possibilités encore insuffisamment explorées. Nous considérerons donc avoir atteint notre but si, à tout le moins, nous contribuons à suggérer des tentatives de mise à l'épreuve de certains des horizons nouveaux que nous avons présentés.

SUMMARY

IN VITRO CULTURE, AS A TECHNIQUE TO APPROACH SOME PLANT BREEDING PROBLEMS

This study is an attempt to examine possibilities offered by *in vitro* culture to approach some problems related to plants improvement such as vegetative propagation, production of mutants and variants, obtainment of haploid plants and various aspects of phytopathology.

Every time that is necessary, fundamental aspects are envisaged, particulary when they serve or might serve as a support for a solution of a practical problem.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGHION-PRAT D., 1965. Néoformation de fleurs *in vitro* chez *Nicotiana tabacum* L. *Physiol. vég.*, **3**, 229-303.

BAKER R., PHILLIPS D. J., 1962. Obtaining pathogen-free stock by shoot tip culture. *Phytopathology*, **52**, 1242-1244.

BANCILHON L., NOZERAN R., ROUX J., 1963. Observations sur la morphogenèse de l'appareil végétatif de *Phyllanthus* herbacés. *Nat. Monsp.*, **15**, 5-12.

BELKENGREN R. O., MILLER P. W., 1962. Culture apical meristems of *Fragaria vesca* strawberry plants as a method of excluding latent A virus. *Plant Dis. Rept.*, **46**, 119-121.

BLAKE M. A., 1939. Some results of crosses of early ripening varieties of peaches. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **37**, 232-241.

BLAKESLEE A. F., 1945. Removing some of the barriers to crossability in plantes. *Proc. amer. phil. Soc.*, **89**, 561-574.

BLAKESLEE A. F., SATINA S., 1944. Hybrids from incompatible crosses in *Datura* through culture of excised embryos on malt media. *Science*, **99**, 331-334.

BOLTON A. T., TURNER L. H., 1962. Note on obtaining virus-free plants of red raspberry through the use of tip cuttings. *Canad. J. Plant.* Sci., **42**, 210-211.

BONGA J. M., FOWLER D. P., 1970. Growth and differenciation in gametophytes of *Pinus resinosa* cultured *in vitro*. *Canad. J. Bot.*, **48**, 2205-2207.

BOUHARMONT J., 1961. Embryo culture of rice on sterile medium. *Euphytica*, **10**, 283-293.

BOURGIN J-P., NITSCH J-P., 1967. Obtention de *Nicotiana* haploïdes à partir d'étamines cultivées *in vitro*. *Ann. Physiol. vég.*, **9**, 377-382.

BOUZID S., LASRAM M., 1971. Utilisation de cultures *in vitro* pour l'obtention de clones de *Citrus* homogènes et de bon état sanitaire. *VIIIe Congr. intern. Agrum. Méditer.* « Holland Pearl » C. L. A. M. (Madrid), vol. **2**, 1-6.

BOVÉ J., 1957. Le bouturage des *Citrus*. *Fruits*, **12** (6), 253-259.

BOVÉ J., MOREL G., 1957. La culture *in. vitro* de tissus de *Citrus*. *Rev. gén. Bot.*, **64**, 34-39.

BREESE E. L., HAYWARD M. D., THOMAS A C., 1965 Somatic selection in perennial Ryegrass. *Heredity*, **20**, 3, 367-379.

BRINK R. A., COOPER D. C., AUSHERMAN L. E., 1944. A hybrid between *Hordeum jubatum* and *Secale cereale* reared from artificially cultivated embryo. *J. Hered.*, **35**, 65-75.

BUTANY W. T., 1958. Value of embryo culture in rice breeding. *Rice News Teller*, **6**, 10-12.

CARVALHO A., KRUG C. A., MENDES J. E. T., 1950. O dimorfismo dos ramos em *Coffea arabica* L. *Bragantia*, **10**, 151-159.

CHAMPAGNAT M., MOREL G., CHABUT P., COGNET A-M., 1966. Recherches morphologiques et histologiques sur la multiplication végétative de quelques Orchidées du genre *Cymbidium*. *Rev. gen. Bot.*, **73**, 706-7461

CHEVALIER S., 1967. *Analyse d'une différenciation contagieuse des thalles de l'*Ustilago cynodontis (PASS.) P. HENN., *cultivés* in vitro. Thèse, Univ. Paris, 101 pp.

CHEVAUGEON J., 1968. Étude expérimentale d'une étape du développement du *Pestalozzia annulata* B. et C. *Ann. Sci. nat. bot.*, Paris, 12e série, **9**, 417-432.

CHEVAUGEON J., LEFORT C., 1960. Sur l'apparition régulière d'un « mutant » infectant chez un champignon du genre *Pestalozzia*. *C. R. Acad. Sci.* Paris, **250**, 2247-2249.

COCKING E. C., 1960. A method for the isolation of plant protoplasts and vacuoles. *Nature*, Lond., **187**, 962-963.

DOORENBOS J., 1965. Juvenile and adult phases in woody plants. *Handb. Pflanzenphysiol.*, W. Ruhland Edit., **15**, (1), 1222-1235.

GALZY R., 1961. Confirmation de la nature virale du court-noué de la vigne par des essais de thermothérapie sur des cultures *in vitro*. *C. R. Acad. Sci.*, **253**, 706-708.

GALZY R., 1964. Technique de thermothérapie des viroses de la vigne. *Ann. Épiphyties*, **15** (3), 245-256.

GALZY R., 1966. Action de la température 35° sur *Vitis rupestris* atteint du court-noué. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, **12**, 392-399.

GALZY R., 1969. Recherches sur la croissance de *Vitis rupestris* SCHEELE sain et court-noué cultivé *in vitro* à différentes températures. *Ann. Phytopathol.*, **1** (2), 149-166.

GAUTHERET R. J., 1934. Culture du tissu cambial. *C. R. Acad. Sci.*, Paris **198**, 2195-2196.

GOEBEL K., 1908. *Einleitung in die experimentelle morphologie der Pflanzen*. Teubner, édit., Berlin-Leipzig, 260 pp.

GUYA S., MAHESHWARI S. C., 1966. Cell division and differentiation of embryos in the pollen grains of *Datura in vitro*. *Nature*, **212**, 97-98.

HALL O. L., 1954. Hybridization of wheat and rye after embryo transplantation. *Hereditas*, **40**, 453-458.

HALL O. L., 1956. Further experimentation embryo transplantation. *Hereditas*, **42**, 1-2, 261-262.

HALPERIN W., WETHERELL D. F., 1964. Adventive embryony in tissue cultures of the wild carrot, *Daucus carota*. *Amer. J. Bot.*, **51**, 274-283.

HALPERIN W., WETHERELL D. F., 1965 *a*. Ontogeny of adventice embryos of wild carrot. *Science*, **147**, 756-758.

HALPERIN W., WETHERELL D. F., 1965 *b*. Ammonium requirement for embryogenesis *in vitro*. *Nature*, **205**, 519-520.

HOLMES F. O., 1955. Elimination of spotted wilt from dahlias by propagation of tip cuttings. *Phytopathology*, **45**, 224-226.

JÖRGENSEN C. A., 1928. The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. *J. Genet.*, **19**, 133-211.

KAMEYA T., HINATA K., 1970. Introduction of haploid plants from pollen grains of *Brassica*. *Jap. J. Breed.*, **20**, 82-87.

KASSANIS B., 1954. Heat-therapy of virus-infected plants. *Ann. appl. Biol.*, **41**, 3, 470-474.

KASSANIS B., 1957. The use of tissue culture to produce virus-free clones from infected potato varieties. *Ann. appl. Biol.*, **45**, 422-427.

KASSANIS B., POSNETTE A. F., 1961. Thermotherapy of virus-infected plants. *Recent Adv. Bot.*, **1**, 557-563.

KONAR R. N., 1963. A haploid tissue from the pollen of *Ephedra foliata* BOISS. *Phytomorphology*, **13**, 170-174.

KORDAN H. A., 1958. Proliferation of excised juice vesicles of lemon *in vitro*. *Science*, **129**, 779-780.

KORDAN H. A., 1963. Growth characteristics of *Citrus* fruit tissue *in vitro*. *Nature*, **198**, 867-869.

KUNKEL L. O., 1936. Heat treatments for the cure of yellows and other virus diseases of peach. *Phytopathology*, **26**, 809-830.

KUNKEL L. O., 1941. Heat cure of aster yellows in periwinkles. *Amer. J. Bot.*, **28**, 761-769.

KUNKEL L. O., 1942. False blossom in periwinkles and its cure by heat. *Science*, **95**, 252.

LAIBACH F., 1929. Ectogenesis in plants. Methods and genetic possibilities of propagating embryos otherwise dying in the seed. *J. Heredity*, **20**, 201-208.

LAMMERTS W. E., 1942. Embryo culture an effective technique for shortening the breeding cycle of deciduous trees and increasing germination of hybrid seed. *Amer. J. Bot.*, **29**, 166-171.

LETHAM D. S., 1958. Cultivation of apple-fruit tissue *in vitro*. *Nature*, **182**, 473-474.

LETHAM D. S., 1960. Growth requirements of pome-fruit tissues. *Nature*, Lond., **188**, 425-426.

MANZER F. E., 1959. Potato meristem culture and Virus X. *Amer. Potato J.*, **36**, 191-195.

MARCHOUX C. *al.*, 1970. Études des maladies de type jaunisse dans le sud-est de la France. *Rapp. Activ. Stat. Pathol. végét. Montfavet*, 15 pp.

MARGARA J., 1969. Sur l'aptitude des tissus au bourgeonnement et à l'initiation florale *in vitro*. *C. R. Acad. Sci.*. paris, **268**, 803-805.

MARGARA J., 1970. Néoformation de bourgeons *in vitro* chez la Betterave sucrière, *Beta vulgaris* L. *C. R. Acad. Sci.*, paris, **270**, 698-701.

MARTIN C., DULIEU H., CARRÉ M., 1967. Sur la possibilité de rendre des plantes virosées indemnes de virus par la culture de méristèmes inflorescentiels et floraux. *C. R. Acad. Sci.* paris, **264**, 1994-1996.

MASSART J., 1924. La coopération et le conflit des réflexes qui déterminent la forme du corps chez *Araucaria excelsa* R. Br. *Mém. Acad. roy. Belgique*. Classe Sci., 2e série, **5**, 33 pp.

MCLEAN S. W., 1946. Interspecific crosses involving *Datura ceratocaula* obtained by embryo dissection. *Amer. J. Bot.*, **33**, 630-638.

MEIRA ZIV, HALEVY A. H. and RUTH SHILO, 1970. Organs and plantlets regeneration of *Gladiolus* through tissue culture. *Ann. Bot.*, **34**, 671-676.

MOREL G., 1948. Recherches sur la culture associée de parasites obligatoires et de tissus végétaux. *Ann. Épiphyties*, 14 (N. S.), Série Pathol, végét., mémoire nº 5, 112 pp.

MOREL G., 1960. Producing virus free *Cymbidiums*. *Amer. Orchid. Soc. Bull.*, **29**, 495-497.

MOREL G., 1963. La culture *in vitro* du méristème apical de certaines Orchidées. *C. R. Acad. Sci.*, **256**, 4955-4957.

MOREL G., 1964. La culture *in vitro* du méristème apical. *Rev. Cytol. Biol. vég.*, **27**, 307-314.

MOREL G., MARTIN C., 1952. Guérison de Dahlias atteints d'une maladie à virus. *C. R. Acad. Sci.*, **235**, 1324-1325.

MOREL G., MARTIN C., 1955 *a*. Guérison de plantes atteintes de maladies à virus par culture de méristèmes apicaux. *Rep. 14th inter. Hort. Congr. the Hague-Scheveninger*, Netherlands, 303-310.

MOREL G., MARTIN C., 1955 *b*. Guérison des Pommes de terre atteintes de maladies à virus. *C. R. Acad. Agric. fr.*, **41**, 472-475.

MOREL G., MARTIN C., MULLER J.-F., 1968. La guérison des Pommes de terre atteintes de maladies à virus. *Ann. Physiol. vég.*, **10** (2), 113-139.

MUIR W. H., HILDEBRANDT A. C., RIKER A. J., 1954. Plant tissue cultures produced from single isolated cells. *Science*, **119**, 877-878.

NAKAJIMA T., MORISHIMA H., 1958. Studies on embryo culture in plants. II. Embryo culture interspecific hybrids in *Oryza*. *Jap. J. Breed.*, **8**, 105-110.

NIIZEKI H., OONO K., 1968. Introduction of haploid rice plant from anther culture. *Proc. Japan Acad.*, **44**, 554-557.

NILES J.-J., 1951. Hybridization methods with paddy. *Trop. Agric.* (Ceylon), **107**, 26-29.

NITSCH J.-P., 1949 *a*. Obtention de fruits charnus en culture *in vitro*. *C. R. Acad. Sci.* Paris, **229**, 445-446.

NITSCH J.-P., 1949 *b*. Culture of fruits *in vitro*. *Science*, **110**, 499.

NITSCH J.-P., 1951. Growth and development *in vitro* of excised ovaries. *Amer. J. Bot.*, **38**, 566-577.

NITSCH J.-P., 1959. Culture *in vitro* de tissus de fruits. I. Mésocarpe de Pomme. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **106**, nº 9, 420-244.

NITSCH J.-P., 1963. The *in vitro* culture of flowers and fruits In : *Plant tissue and organ culture*. A symposium published by The international society of plant morphologists, Delhi, 198-214.

NITSCH J.-P., 1965 *a*. Culture *in vitro* de tissus de fruits. II. Orange. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **112**, nº 1-2, 20-22.

NITSCH J.-P., 1965 *b*. Culture *in vitro* de tissus de fruits. III. Mésocarpe et endocarpe de Pêche. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **112**, nº 1-2, 22-25.

NITSCH J.-P., 1969. Experimental androgenesis in *Nicotiana*. *Phytomorphology*, **19**, 389-404.

NITSCH J.-P., NITSCH C., 1965. Néoformation de fleurs *in vitro* chez une espèce de jours courts : *Plumbago indica* L. *Ann. Physiol. vég.*, **7** (4), 251-256.

NITSCH C., NITSCH J. P., 1967. The induction of flowering *in vitro* in stem segments of *Plumbago indica* L. II. The production of reproductive buds. *Planta* (Berl.), **72**, 371-384.

NITZSCHE W., 1970. Herstellung haploider Pflanzen aus *Festuca-Lolium*. Bas tarden. *Naturwissenschaften*, **57**, 199-200.

NOZERAN R., CHEVALIER S., 1965. Mise en évidence d'une modification stable et contagieuse dans les thalles de l'*Ustilago cynodontis*, cultivés *in vitro*. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **260**, 5339-5342.

NOZERAN R., BANCILHON L., NEBILLE P., 1971. Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. *Adv. morphogenesis*, **9**, 1-66.

NUCHOWICZ A. D., 1955. Recherches sur la culture d'embryons et de fragments d'embryons d'*Arachis hypogaea* L. *Agricultura*, **3**, nº 1, 3-36.

PAULET P., NITSCH J.-P., 1964 *a*. Néoformation de fleurs *in vitro* sur des cultures de tissus de racines de *Cichorium intybus* L. *C, R. Acad. Sci.*, Paris, **258**, 5932-5955.

PAULET P., NITSCH J.-P., 1964 *b*. La néoformation de fleurs sur cultures *in vitro* de racines de *Cichorium intybus* L. : Étude physiologique. *Ann. Physiol. vég.*, **6**, 333-345.

PELLETIER G., RAQUIN C., SIMON G., 1972. La culture *in vitro* d'anthères d'asperge (*Asparagus officinalis* L.). *C. R. Acad. Sci.*, Paris (sous presse).

PERNES J., COMBES D., RÉNÉ-CHAUME R., 1970. Différenciation de populations naturelles du *Panicum maximum* JACQ. en Côte-d'Ivoire par acquisition de modifications transmissibles les unes par graines apomictiques, d'autres par multiplication végétative. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **270**, 1992-1995.

PISSAREV V. E., VINOGRADOVA N. M., 1944. Hybrids between wheat and *Elymus*. *Compt. Rend.* (*Doklady*) *Acad. Sci., U. R. S. S.*, **45**, nº 3, 129-132.

ROUSSAUX J., 1969. *Contribution à l'étude des modifications induites chez le pois par le* Corynebacterium fascians (TILFORD) DOWSON. Thèse Doctorat d'État. Université de Paris, 190 pp.

SAPRE A. B., 1963. Utilisation of embryoculture technique in rice breeding. In : *Plant tissue and organe culture*. A symposium published by The international society of plant morphologists, Delhi, 314-315.

SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL M., 1954. Juvenile stages in woody plants. *Physiol. Plantarum*, **7**, 782-796.

SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL M., 1959. Investigations on aging of apical meristems in woody plants and its importance in sylviculture. *Forstl. Fors. Vaes., Danm.*, **25**, 4, 309-455.

SCHROEDER C. A., 1955. Proliferation of mature fruit pericarp tissue slices *in vitro*. *Science*, **122**, 601.

SCHROEDER C. A., 1961 *a*. Some morphological aspects of fruit tissues grown *in vitro*. *Bot. Gaz.*, **122**, 198-204.

SCHROEDER C. A., 1961 *b*. Temperature conditions and tolerance of Avocado fruit tissue *in vitro*. *Calif. Avocado Soc., Yearbook*, 87-91.

SCHROEDER C. A., SPECTOR C., 1957. Effect of gibberellic acid and indoleacetic acid on growth of excise fruit tissue. *Science*, **126**, 701-702.

STOUTEMYER V. T., BRITT O. K., 1965. The behavior of tissue culture from english and algerian ivy in different growth phases. *Amer. Jour. Bot.*, **52** (8), 805-810.

SUNDERLAND N., WICKS F. M., 1969. Cultivation of haploids plants from tobacco pollen. *Nature*, **224**, 1228-1229.

TANAKA M., NAKATA K., 1969. Tobacco plants obtained by anther culture and the experiment to get diploid seeds from haploids. *Japan. J. Genet.*, **44**, 47-54.

TULECKE W. R., 1953. A tissue derived from the pollen of *Ginkgo biloba*. *Science*, **117**, 599-600.

TULECKE W. R., 1959. A tissue from the pollen of *Taxus*. *Bull. Torrey Bot. Club.*, **86**, 283-289.

TULECKE W. R., SEHGAL N., 1963. Cell proliferation from the pollen of *Torreya nucifera*. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **22**, 153-163.

VALENTA V., 1962. Thermal inactivation of yellow type viruses *in vivo*. *Acta. Virol.*, **6**, 94.

WEBBER H. J., BATCHELOR L. D., 1948. « *The citrus industry* » vol. 1, *History, botany and breeding*. Berkeley, Los Angeles. Univ. of Calif. Press., 611 pp.

WHITE Ph. R., 1934. Potentially unlimited growth of excised Tomato root tips in liquid medium. *Plant. Physiol.*, **9**, 585-600.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (2), 187-200.

COMMENTAIRES SUR LES APTITUDES A LA COMBINAISON

Y. DEMARLY

Laboratoire d'Amélioration des Plantes,
Université de Paris-Sud,
91 - Orsay

RÉSUMÉ

La valeur d'un géniteur est définie par ses qualités gamétiques moyennes et par ses qualités en combinaison avec un partenaire donné. Les supports biologiques de ces caractéristiques sont analysés ; ils permettent de définir en termes plus concrets les aptitudes à la combinaison, leurs variances et leurs valeurs transmissibles.

Ces considérations amènent à proposer une méthode d'amélioration des plantes qui sélectionnerait mieux et maintiendrait mieux l'aptitude spécifique à la combinaison. Le cas des espèces polyploïdes qui posent des problèmes particuliers est aussi envisagé.

Mots clés : *hétérosis, vigueur hybride, épistasie, aptitudes à la combinaison, balance génétique.*

INTRODUCTION

La valeur d'un individu, en tant que géniteur, est sous la dépendance de :

— ses qualités gamétiques moyennes, liées à sa structure propre ;
— ses qualités de combinaison avec un partenaire, liées aux réussites de rencontres gamétiques.

Ces deux catégories d'éléments seront étudiées successivement sous les aspects suivants :

— Par analogie avec ce que I. M. LERNER définit comme les balances génétiques.
— Dans une recherche de la réalité biologique des balances et notamment de la balance interne.
— Sous l'angle des aptitudes à la combinaison et de leurs variations.
— Dans la caractérisation particulière que prennent ces notions chez les espèces polyploïdes.

I. — LA NOTION DE BALANCE GÉNÉTIQUE

L'expression « balance » indique une adaptation de la constitution génétique à un milieu donné. Lorsque le fonctionnement des ensembles polygéniques est bon, on dit que le génotype est bien balancé. On parle, au contraire, de structures déséquilibrées lorsque l'ensemble est mal régulé et donne une impression d'anarchie dans son fonctionnement.

La balance d'un ensemble génique peut être atteinte de deux manières :

— Par une hétérozygotie à chaque locus, pouvant entraîner un bon équilibre de relation entre allèles.

— Par une balance interne, jouant sur le choix des allèles dans leurs séquences d'arrangement le long du chromosome. Nous parlerons donc de balance interne et de balance de relation. Cet ensemble pouvant se schématiser (d'après LERNER) de la manière suivante :

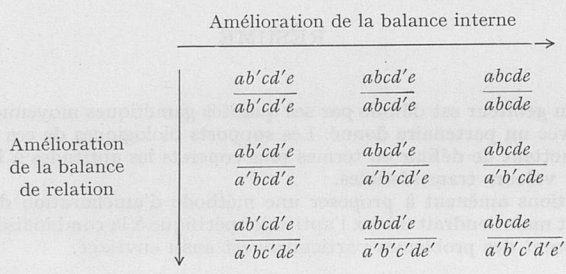


FIG. 1. — *Schématisation des balances génétiques*
(d'après I. M. LERNER)

Ce schéma appelle, dans sa concrétisation, quelques commentaires : la balance interne, difficile à apprécier, parce qu'elle est masquée par les effets de relation, nécessite pour être sélectionnée, qu'une certaine homozygotie soit atteinte.

Classiquement donc, chez les plantes allogames, on sélectionne d'abord les lignées au cours d'une phase de reproductions en consanguinité. Ensuite, dans une seconde phase, on choisit les meilleures balances de relation en comparant plusieurs combinaisons hybrides. (Nous verrons plus loin les avantages et les inconvénients de cette méthode.)

II. — LES RÉALITÉS BIOLOGIQUES LIÉES AUX NOTIONS DE « BALANCE »

Si les effets de relation entre les structures homologues sont faciles à saisir dans leur réalité génétique, puisqu'ils conditionnent des niveaux d'hétérozygotie et une vigueur hybride liée aux probabilités de rencontre gamétique, il n'en est pas de même pour les éléments qui définissent la balance interne.

1. — *Multi-allélisme*

La première notion qui entre en jeu est celle d'un multi-allélisme généralisé : chaque fois qu'une analyse génétique assez poussée a pu être réalisée, elle a mis en évidence l'existence dans les populations d'un nombre relativement élevé de formes alléliques au même locus.

Chaque individu posséde donc sa propre formule dans l'arrangement de la séquence de ces allèles.

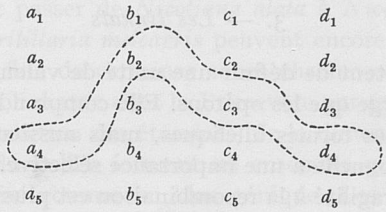
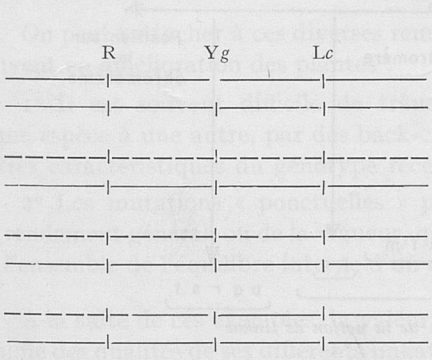


FIG. 2. — *Exemple de choix d'une séquence allélique* : a_4 b_2 c_3 d_4

2. — *Valeur sélective et équilibre dans le taux de recombinaison entre deux gènes*

On admet, en première analyse, que la recombinaison se produit de manière régulièrement répartie entre les différents loci. Cependant, de nombreuses expériences ont montré que les densités de crossing-over étaient sous la dépendance de nombreux facteurs et en particulier de facteurs héréditaires. On peut trouver des illustrations de ce contrôle dans les travaux de R. P. LEVINE et E. E. LEVINE sur le chromosome III de *Drosophila pseudo-obscura*, de LAURENCE ainsi que de THODAY et BOAM sur *Drosophila melanogaster*, de STADLER et RIFAAT sur *Neurospora*, de RILEY, LAW, POISSON sur les plantes supérieures, etc., qui tous, montrent que les fréquences



Taux de CO		
RY*g*	Yg*Lc*	R*Lc*
26,5	35,6	44,1
6,3	(13,7)	20,0
	47,6	47,6
14,8	40,3	50,0

FIG. 3. — *Variation des taux de recombinaison chez le Cotonnier*
Variation du CO en fonction des génotypes
(d'après P. POISSON)
en trait plein : *Gossypium hirsutum*
en trait pointillé : *Gossypium anomalum*

des recombinaisons sont sous le contrôle du contexte génétique global ou partiel de l'individu. Par sélection dirigée, ROBERTS a pu obtenir sur la Drosophile une réduction du taux de crossing-over de 30 p. 100 à 2 p. 100 entre deux loci.

Divers chercheurs, et notamment POISSON à partir de l'hybride de cotonnier *Gossypium hirsutum* × *G. anomalum*, ont montré que le taux de crossing-over pouvait, lorsqu'il était réduit sur un secteur chromosomique, se compenser en devenant plus fréquent sur les autres zones.

Ou en vient donc à une notion très souple de la répartition de crossing-over.

3. — *Les linkats*

Ces données permettent de définir une unité de valeur sélective sur le chromosome, nettement plus large que les opérons. Elle comprend non seulement un arrangement dans le choix des formes alléliques, mais aussi un regroupement des loci dont l'association fonctionnelle a une importance sélective. Ces ensembles sont séparés par des zones où la fragilité à la recombinaison est plus grande. On donne le nom de linkat à ces ensembles protégés par une probabilité de recombinaison interne plus faible. Le linkat n'a pas de longueur fixe, ni même de structure fixe ; c'est un arrangement préférentiel dont la persistance au cours des générations est ainsi favorisée.

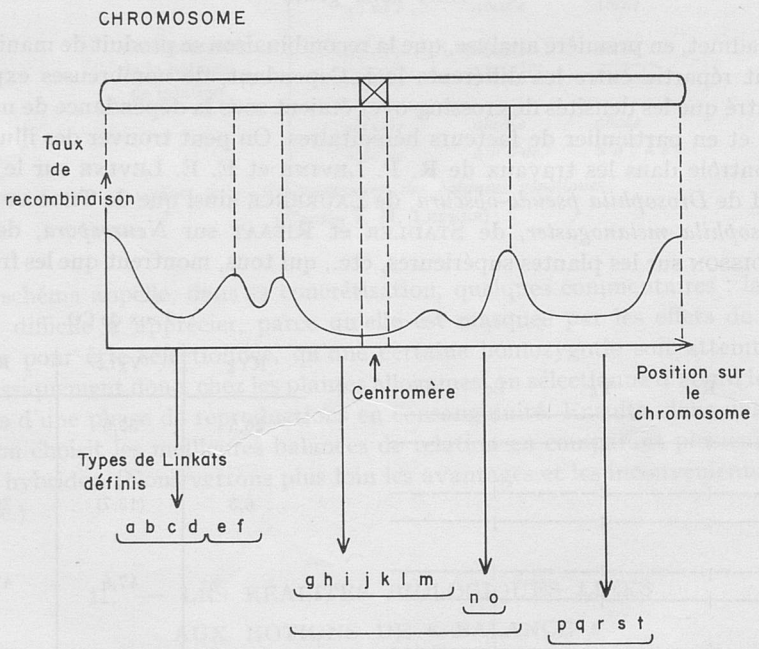


FIG. 4. — *Schématisation de la notion de linkat*

La notion est d'ailleurs assez complexe puisqu'on peut envisager des sous-linkats (groupes plus étroitement liés) et des sortes de super-linkats qui sont les chromosomes eux-mêmes.

En effet les extrémités chromosomiques (et par voie de conséquence les nombres chromosomiques) ont une signification génétique très nette : entre des allèles portés par des chromosomes différents, on trouve en effet une indépendance absolue dans les ségrégations. Par contre, lorsqu'une translocation se produit, c'est tout un ensemble de gènes qui se rattache à des linkats déjà existants et qui, par des effets de position, va modifier la balance interne.

Les nombres chromosomiques de base ont donc été ainsi sélectionnés. Par exemple on ne peut considérer que ce soit le hasard qui ait fixé à la même valeur 7 le nombre de base des *Lathyrus, Pisum, Vicia, Cicer, Lens,* etc. Les remaniements chromosomiques qui font passer de *Nicotiana alata* à *Nicotiana langsdorfii,* ou de *Fritillaria imperialis* à *Fritillaria meleagris* peuvent encore illustrer cette idée.

L'analyse génétique fine de certaines zones chromosomiques permet aussi de se faire une image de ces linkats : chez la Primevère par exemple, les codages de la longueur du style, de la position des étamines, de la dimension des papilles stigmatiques et de la grosseur du pollen forment un ensemble qui a une valeur sélective évidente et qui est localisé comme un bloc génique. Les connaissances que nous avons actuellement sur la structure du gène d'incompatibilité montrent aussi que les effets complexes (reconnaissance d'une spécificité, déclenchement de l'activation mâle, déclenchement de l'activation femelle) se comportent comme une unité (ceci explique d'ailleurs le nombre extraordinaire de formes alléliques trouvées à ce locus). L'étude de l'arrangement chromosomique des loci sur certains chromosomes du Maïs, de la Tomate, de la Carotte, etc. révèle aussi des aspects du même ordre très intéressants.

Chez le Blé, les travaux de SEARS ont permis de lier à la perte d'un secteur du chromosome IX, l'ensemble des caractères conditionnant l'aspect « speltoïde » : fragilité du rachis, glumes persistantes, nombre de fleurs fertiles par épillets, etc. La mutation speltoïde, si fréquente, ne correspond qu'à la perte en bloc de ce secteur chromosomique particulièrement peu malléable.

Par ailleurs, sur de nombreuses espèces on a mis en évidence des effets spécifiques de chromosomes entiers (tri- ou tétrasomiques) ou de fragments de chromosomes (ditélosomiques).

On peut rattacher à ces diverses remarques les deux faits suivants observés très souvent en amélioration des plantes :

1° Il est souvent difficile de transférer un caractère (même monofactoriel) d'une espèce à une autre, par des back-cross successifs sans modifier une partie des autres caractéristiques du génotype receveur.

2° Les mutations « ponctuelles » provoquées entraînent souvent des chutes du rendement général, ou de la vigueur, qui peuvent s'expliquer par une perturbation de l'ensemble de l'équilibre interne d'un chromosome.

A la suite de ces exemples, la valeur d'un chromosome apparaît donc comme la somme des qualités de ses différents linkats, et la balance interne d'un individu représente l'extension de ces propriétés à l'ensemble des linkats retenus dans ses gamètes. Cette définition est d'autant plus cohérente que ces linkats ont une permanence préférentielle et peuvent être sélectionnés soit par les milieux naturels, soit par l'Homme en fonction de leur valeur propre (balance interne, additivité, qualités gamé-

tiques moyennes) et des interactions dans lesquelles ils sont impliqués (vigueur hybride, épistasie, etc.). Notons toutefois que bien souvent la domestication des espèces sauvages a eu pour effet de donner une place de plus en plus prépondérante aux effets additifs simples (choix des descendances maternelles, choix de lignées) en laissant se perdre, par dérive génétique, les qualités liées aux balances de relation plus difficilement « sélectionnables » par voie empirique.

III. — LES APTITUDES A LA COMBINAISON ET LEURS VARIATIONS

Les aptitudes à la combinaison, ou encore valeurs hybrides, sont des caractéristiques définies par les sélectionneurs. Elles recouvrent en les généralisant, comme nous allons le voir, les notions de balance interne et de balance de relation.

1. — *Définitions*

— Pour un caractère considéré, on estime l'aptitude générale à la combinaison d'un parent à partir de la valeur moyenne de ses descendants lorsque ce parent est croisé avec un certain nombre de partenaires.

L'aptitude générale (AGC) à la combinaison est définie comme la moyenne des effets gamétiques d'un individu.

— Au niveau des descendants *xy* issus du croisement de deux structures *xx* et *yy*, on devrait retrouver la somme des aptitudes générales des deux parents *xx* et *yy*. En fait, la valeur des individus *xy* présente un écart par rapport aux prévisions d'additivité des aptitudes générales. Cet écart caractérise spécifiquement le croisement *xx* par *yy* et est appelé aptitude spécifique à la combinaison (ASC).

Il faut bien noter que l'aptitude générale est donc une aptitude gamétique haploïde, alors que l'aptitude spécifique n'a de sens que pour un zygote.

Statistiquement, l'aptitude générale apparaît comme un effet principal, l'aptitude spécifique comme une interaction. Nous pouvons par exemple écrire, dans le cas de la précocité :

Précocité *xy* = Aptitude générale *x* + Aptitude générale *y* + Aptitude spécifique *xy*

2. — *Aperçu sur les variances liées aux aptitudes à la combinaison*

Le modèle définissant les aptitudes à la combinaison est très rarement utilisé en tant que tel. En fait, ce qu'il est important de déterminer, est la part prise par les effets d'aptitude générale et d'aptitude spécifique dans la différence de valeur entre descendances. C'est donc la comparaison des variances liées à l'aptitude générale et à l'aptitude spécifique qui est essentielle. Elle détermine en effet la stratégie des programmes d'amélioration pour une caractéristique donnée.

Pour éclaircir la structuration de ces variances, nous partirons d'un individu dont nous représentons schématiquement le génotype par deux paires de linkats homologues $l_i l_j$ et $l_k l_m$.

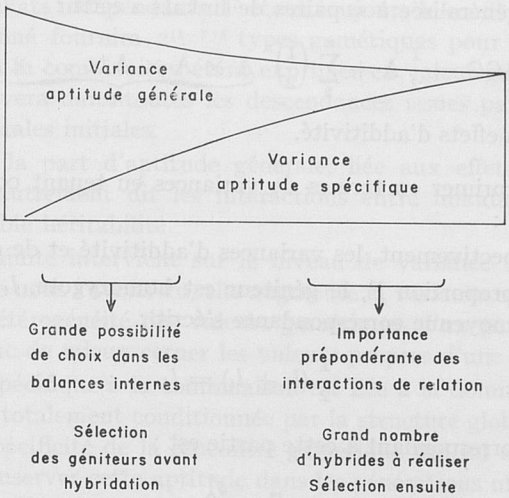


FIG. 5. — « *Stratégie de la sélection en relation avec les variances génétiqu* »

La valeur globale d'un tel génotype peut se définir par :
— les quatre effets additifs des quatre linkats
— les deux effets de dominance D_{ij} et D_{km}
— les quatre interactions d'épistasie 1, 2, 3 et 4.

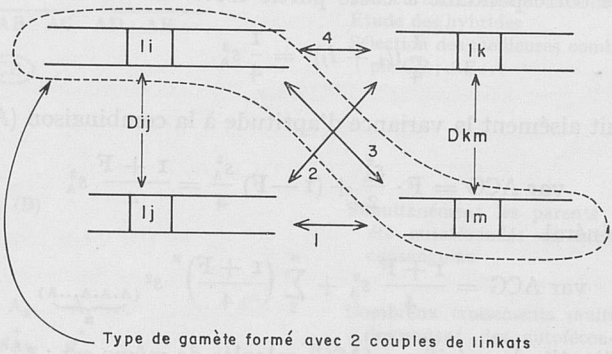


FIG. 6. — *Schéma définissant la valeur gamétique moyenne*

L'aptitude générale à la combinaison (AGC) qui sera l'effet gamétique transmis par ce géniteur à ses descendances lorsqu'on l'apparie à toute une série de partenaires est égale à (voir schéma) :

— La moitié des effets additifs des linkats (puisqu'un sur deux est transmis à chaque descendant).

— Le quart des interactions additive × additive entre ces linkats.

En effet, les interactions de ce type comprennent :

$$l_i \times l_m \qquad l_i \times l_k \qquad l_j \times l_m \qquad l_j \times l_k$$

et chaque gamète n'en entraîne qu'une seule.

L'expression généralisée à n paires de linkats s'écrit :

$$AGC = \frac{1}{2} A + \sum_{2}^{n} \left(\frac{1}{2}\right)^{n} \underbrace{A \times A \times A \times \ldots \times A}_{n}$$

où A représente les effets d'additivité.

Ceci peut s'exprimer en termes de variances en tenant compte du coefficient de consanguinité F :

(s_A^2 et s_D^2 sont, respectivement, les variances d'additivité et de dominance)

— dans une proportion F, le géniteur est homozygote, $l_i l_i$ par exemple, et la valeur gamétique moyenne correspondante s'écrit :

$$\frac{1}{2} (l_i + l_i) = l_i$$

La variance correspondant à cette partie est :

$$l_i^2 = \frac{s_A^2}{2}$$

— dans une proportion (1 — F), le géniteur est hétérozygote $l_i l_j$ par exemple, et la valeur gamétique moyenne correspondante s'écrit pour une paire de linkats :

$$\frac{1}{2} (l_i + l_j)$$

La variance correspondant à cette partie est

$$\frac{1}{4} (l_i + l_j)^2 = \frac{1}{4} s_A^2$$

On en déduit aisément la variance d'aptitude à la combinaison (ACG)

$$\text{var ACG} = F \cdot \frac{s_A^2}{2} + (1 - F) \frac{s_A^2}{4} = \frac{1 + F}{4} s_A^2$$

et dans le cas général

$$\text{var ACG} = \frac{1 + F}{4} s_A^2 + \sum_{2}^{n} \left(\frac{1 + F}{4}\right)^{n} s^2 \underbrace{(A.A.A.\ldots A)}_{n}$$

La variance de l'aptitude spécifique (ASC) calculée de même est :

$$\text{var ASC} = \left(\frac{1 + F}{4}\right)^2 s_D^2 + \frac{1}{2} \sum_{2}^{n} \left(\frac{1 + F}{2}\right)^{n} s^2 \underbrace{A.A.A\ldots}_{n}$$

expression à laquelle il faut ajouter les interactions plus complexes (D × D) et A × D) etc.

3. — *Valeurs transmissibles dans les aptitudes à la combinaison*

— Les parts d'aptitude générale à la combinaison qui sont liées aux effets principaux d'additivité se transmettent avec les linkats qui les conditionnent.

Si un faible taux de crossing-over interne protège le linkat et si le caractère est

conditionné par l linkats indépendants, F étant toujours le coefficient de consanguinité, un parent donné fournira $2^{(1-F)l}$ types gamétiques pour ce caractère. Mais l'aptitude générale à la combinaison étant exprimée en valeur gamétique moyenne, cette part se retrouvera dans toutes les descendances issues par filiation à partir des structures parentales initiales.

— Par contre, la part d'aptitude générale, liée aux effets d'épistasie entre valeurs additives, (autrement dit les interactions entre linkats) ne se maintient qu'avec une très faible héritabilité.

— La consanguinité intervient sur le niveau de variance des aptitudes à la combinaison. Comme nous l'avons vu, elle augmente la variance entre lignées parentales et diminue l'hétérogénéité des valeurs gamétiques d'un parent.

Elle permet donc de mieux cerner les valeurs propres d'une plante donnée.

— L'aptitude spécifique à la combinaison est liée à la dominance et aux épistasies. Elle est donc totalement conditionnée par la structure globale d'un individu, c'est-à-dire par la spécificité de la rencontre gamétique qui lui a donné naissance. La probabilité de conserver cette aptitude dans les générations ultérieures est fonction de sa loi de distribution (pour un caractère donné) et du nombre d'individus impliqués dans les générations de reproduction.

1. .A .C .F ; $_0$D .B .D — Ensemble de départ : Population ou « Pool » génique

2.

	A	B	C	D	E	...
A	AA	AB	AC	AD	AE	...
B	AB					
C	AC	(CB)				
D	AD					
E	(AE)					
⋮	⋮					

Diallèle dans l'ensemble de départ
Étude des hybrides
Sélection des meilleures combinaisons par exemple CB ; AE...

3. (A) (E) ; (C) (B) — Simultanément les parents A, B, C, D... ont été autofécondés ou menés en croisements consanguins

4. A_1 A_2 A_3 A_4 ...
E_1 E_2 E_3 E_4 ...
Nombreux croisements multiples entre plantes descendant des autofécondations de chaque parent des couples retenus (A et E ; C et B, etc.)

5. A_1E_1 | A_1E_2 | A_2E_3 | A_4E_2 | ...
Étude des hybrides
Sélection des meilleures combinaisons (par ex. A_2E_3)

6. Autofécondation des parents A_1 A_2 A_3 ..., E_1 E_2 E_3 ... puis nombreux croisements multiples interdescendances issues de l'autofécondation de chaque parent des couples retenus (A_2 E_3, etc.)

7. Nouveau cycle etc.

FIG. 7. — *Schéma d'une sélection diallèle-généalogique*

— La valeur de l'aptitude spécifique à la combinaison étant liée aux interactions alléliques entre les linkats portés par les gamètes qui s'unissent, doit être sélectionnée dès le début d'un programme de sélection. En effet, toute consanguinité, qui entraîne un rapide appauvrissement des fréquences alléliques moyennes à un locus, réduit considérablement les chances de réaliser une bonne aptitude spécifique de la combinaison. Pour une espèce diploïde, dans un programme qui commence par des séries d'autofécondations, chaque génération élimine aveuglément la moitié des interactions qui conditionnent d'une manière polygénique l'aptitude spécifique à la combinaison. C'est pourquoi un programme rationnel d'amélioration devrait, avant toute consanguinité, commencer par un croisement de type diallèle d'où on tirerait les meilleures rencontres gamétiques.

Sur les parents ayant donné ces bonnes performances, on pourrait effectuer une génération d'autofécondation : la meilleure manière de reproduire une nouvelle combinaison semblable est d'autoféconder chacun des deux géniteurs qui l'ont donnée et de faire de nombreux hybrides entre les deux descendances.

On cherchera à nouveau, parmi les combinaisons entre les individus de ces descendances celles qui cumulent à la fois une bonne balance interne et qui ont gardé la bonne balance de relation interparentale. Ce cycle pouvant être répété un certain nombre de fois aboutira, par une sélection généalogique en consanguinité, à garder les meilleures formules de rencontres alléliques identifiées dans le diallèle initial. Nous proposons d'appeler cette méthode, diallèle généalogique.

Il faut noter qu'elle n'est qu'une généralisation de ce que Lonnquist (1967) et Hallauer (1970) ont appelé « reciprocal full-sib selection ».

IV. — CARACTÉRISTIQUES PARTICULIÈRES DES APTITUDES A LA COMBINAISON CHEZ LES AUTOPOLYPLOÏDES

On peut caractériser les espèces autopolyploïdes par deux traits majeurs :

— leur structure réduit la place liée aux effets directs des linkats, pour donner le rôle essentiel à toute une série de niveaux d'interactions ;

— leurs gamètes ne sont pas haploïdes et possèdent donc des possibilités particulières.

1. — *L'expression génétique des aptitudes à la combinaison*

Chez un diploïde, pour une région chromosomique donnée, où l'on trouve deux linkats homologues i et j, nous pouvons considérer que la valeur moyenne de la structure s'écrit :

$$(i) + (j) + (ij)$$

où $(i) + (j)$ représentent les deux effets additifs des linkats et (ij) l'interaction de dominance entre i et j.

Chez les tétraploïdes, les expressions sont plus complexes. On peut les présenter en fonction de diverses situations d'identités qui sont rencontrées.

Prenons par exemple le cas d'un tétraploïdes avec 4 linkats i, j, k, l.

où

$i \not\equiv j \not\equiv k \not\equiv l$	probabilité P_0
$i \not\equiv e \not\equiv k \neq l$	— P_1
$i \not\equiv j \neq k \not\equiv l$	— P_2
$i \not\equiv j \neq k \neq l$	— P_3
$i \neq j \neq k \neq l$	— P_4

(où $\not\equiv$ signifie identique et $\neq$ signifie différent)

Dans un tétraploïde apparaissent différents types d'effets :

A = $(i) + (j) + (k) + (l)$, c'est-à-dire 4 effets additifs
D = $(ij) + (ik) + (il) + (jk) + (jl) + (kl)$, 6 interactions possibles de dominance
T = $(ijk) + (ijl) + (jkl) + (ikl)$, 4 interactions possibles de triminance
Q = $(ijkl)$, 1 interaction possible de tétraminance

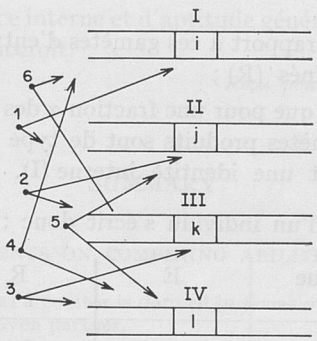
La triminance et la tétraminance sont les interactions d'ordre trois et quatre qui ont une importance phénotypique considérable chez les tétraploïdes. Nous leur avons donné cette dénomination pour bien marquer que les effets de dominance classique en étaient exclus.

Ces effets ont différentes fréquences suivant les probabilités P_0, P_1, P_2, P_3 et P_4.

Les produits gamétiques moyens d'une telle structure comprennent une paire de linkats homologues et s'écrivent donc à ce niveau :

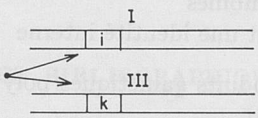
$$AGC = \frac{1}{2} A + \frac{1}{6} D$$

Structure zygotique



n'ont été représentés que :
— les 4 effets principaux I + II + III + IV
— les 6 interactions de premier ordre

Exemple de structure gametique



elle contient :
— la moitié des effects principaux : I + III
— 1/6 des interactions de premier ordre

FIG. 8

Il n'est pas utile d'écrire l'expression générale pour un caractère conditionné par n linkats, puisque l'expression précédente, toute simple, met en évidence cette caractéristique particulière d'une présence d'effets de dominance dans l'aptitude générale à la combinaison des polyploïdes (DATTÉE, 1971). Ce résultat est essentiel, puisqu'il exprime que les effets d'inbreeding se traduisent même au niveau de l'aptitude générale, ce qui rend tout à fait illusoire toute appréciation portée sur la première génération hybride à partir de lignées homozygotes.

Par ailleurs, la très grande richesse d'interactions multiples contenues dans l'expression de l'aptitude spécifique à la combinaison, explique que pour la plupart des espèces polyploïdes allogames, l'aptitude spécifique à la combinaison joue un rôle déterminant sur la vigueur moyenne des descendances.

Autrement dit, chez les polyploïdes, au contraire de ce qui se passe chez les diploïdes, la notion de balance interne est relativement secondaire, la sélection doit porter même pendant les phases d'inbreeding sur la conservation de bonnes balances de relation.

2. — *La conservation de l'aptitude générale à la combinaison*

On pourrait craindre, puisqu'elle comporte une part de dominance, que l'aptitude générale à la combinaison soit beaucoup plus labile que chez les espèces diploïdes. L'analyse de la méiose apporte sur cet aspect des éléments particuliers.

La méiose chez les polyploïdes aboutit à deux grandes catégories de gamètes :

— les gamètes qui reproduisent le gamète mâle et le gamète femelle qui ont donné naissance à la plante dont nous analysons la gamétogenèse ; nous les appellerons gamètes d'entrée (E) ;

— les gamètes, qui par rapport à ces gamètes d'entrée, sont issues d'une recombinaison : gamètes recombinés (R) ;

— il faut ajouter à ceci que pour une fraction α des méioses dites pseudo-équationnelles, la moitié des gamètes produits sont de type doublé, c'est-à-dire que les deux structures portées ont une identité interne (I).

Le produit gamétique d'un individu s'écrit donc :

Type gamétique	E	R	I
Fréquence	$\frac{2-\alpha}{6}$	$\frac{2-\alpha}{3}$	$\frac{\alpha}{2}$

où : E = gamètes d'entrée
R = gamètes recombinés
I = gamètes ayant une identité interne

Cette situation des produits gamétiques polyploïdes est donc tout à fait particulière. Pour un linkat donné, il est facile d'en déduire que seule une fraction $\frac{2-\alpha}{6}$ des aptitudes générales à la combinaison de la génération parentale, se retrouve dans les produits gamétiques des descendants.

Ce comportement est lui aussi tout à fait caractéristique des espèces polyploïdes puisque chez un diploïde, pour un linkat donné, l'aptitude générale à la combinaison d'un descendant était exactement la moyenne de celle de ses deux parents.

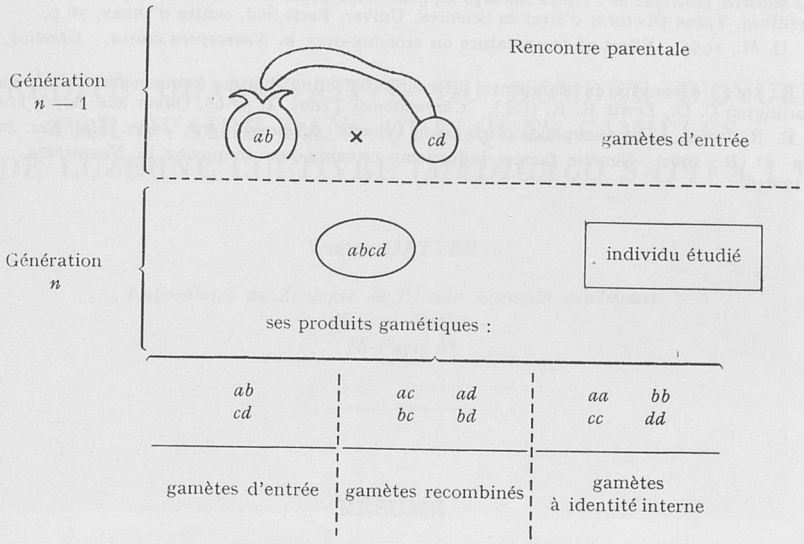


FIG. 9. — *Les combinaisons gamétiques chez un tétraploïde*

Ces aspects particuliers mettent à nouveau l'accent sur la valeur tout à fait relative des notions de balance interne et d'aptitude générale à la combinaison lorsque le niveau de polyploïdie s'accroît.

Reçu pour publication en mai 1972.

SUMMARY

COMMENTS ON COMBINING ABILITIES

The values of a given plant as a genitor is defined in terms of its mean gametic qualities and of its ability to combine with a given partner.

The biological basis of these characteristics are presented. They allow a more positive approach of the combining abilities, of their variances, and of their preservation through successive generation.

From the main features, presented here, can be set up a new method of plant breeding for a better selection and for a better control of specific combining abilities.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DATTÉE Y., 1971. *Analyse quantitative de l'auto- et de l'interfertilité chez quelques familles de Luzerne.* Thèse 3e Cycle, Fac. Sci. Paris, 83 p.

HALLAUER A. R., 1970. Reciprocal full-sib selection. *Crop Sci.*, **10**, 315-316.

LERNER I. M.,1958. *The genetic basis of selection.* John Wiley and Sons Inc. New York, 298 p.

Levine R. P., 1956. Chromosome organization and gene recombination. *Cold Spring Harbor Symp.*, **21**, 247-256.

Lonnquist J. H., Williams N. E., 1967. Development of Maize hybrids through selection among full-sib families. *Crop Sci.*, **7**, 369-70.

Poisson P., 1971. *Contribution à l'étude de l'hybridation interspécifique dans le genre* Gossypium *: Transfert de matériel génétique de l'espèce sauvage diploïde* Gossypium anomalum *à l'espèce cultivée tétraploïde* G. hirsutum. Thèse Doctorat d'État ès Sciences. Univer. Paris-Sud, centre d'Orsay, 76 p.

Rifaat O. M., 1959. Effect of temperature on crossing-over in *Neurospora crassa*. *Genetica*, **30**, 312-323.

Riley R., 1966. Genotype environmental interaction affecting chiasma frequency in *Triticum aestivum*. In Darlington C. D., Lewis R. R. (Éd.). *Chromosomes Today*, **1**, 57-65, Oliver and Boyd, London.

Sears E. R., 1966. The aneuploids of common Wheat. *Missouri agric. exper. Stat. Res. Bull.*, 572.

Stadler D. R., 1962. Genetic factors influencing crossing-over frequency in *Neurospora*. *Genetics*. **47**, 839-846.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (2), 201-209.

HÉRÉDITÉ QUANTITATIVE DU NOMBRE D'OVULES PAR OVAIRE DANS QUELQUES FAMILLES DE LUZERNE CULTIVÉE (*MEDICAGO SATIVA* L.)

Yvette DATTÉE

Laboratoire de Zoologie de l'École normale supérieure
46, rue d'Ulm
75-Paris 5e

RÉSUMÉ

Sept familles de Luzerne cultivée sont utilisées pour l'étude du nombre d'ovules par ovaire. Les performances des parents et des F_1 cultivés en conditions artificielles permettent d'étudier l'hérédité quantitative du caractère et de comparer les résultats à ceux que BARNES et CLEVELAND (1963) avaient obtenus chez des Luzernes diploïdes.

L'existence d'aptitudes générales à la combinaison et les corrélations parents-descendants montrent que le nombre d'ovules par ovaire est un caractère à héritabilité élevée, donc susceptible d'être sélectionné. Cependant, pour une plante donnée, le nombre moyen de graines par gousse n'est pas en corrélation avec le nombre moyen d'ovules par ovaire.

Mots clés : *hérédité, ovules, Luzerne.*

Pour les études de fertilité ou de production de semence d'une espèce, le nombre d'ovules par ovaire semble un caractère intéressant puisqu'il est, potentiellement, la limite supérieure de la production de graines d'une fleur. Chez la luzerne cultivée, toutefois, divers travaux (GARTNER et DAVIS, 1966 ; DATTÉE, 1972) ont montré qu'au niveau d'un individu, il n'y a pas de corrélation entre le nombre moyen d'ovules par ovaire et le nombre moyen de graines par gousse en croisement.

Une série de croisements effectués en serre a fourni pour un ensemble de plantes dont le nombre moyen d'ovules par ovaire est de 10,4, un nombre moyen de graines par gousse en croisement, égal à 3,3. Dans le cadre de cette expérience 1 ovule sur trois environ a formé une graine. Ceci suggère que d'autres facteurs limitants différents du nombre d'ovules, interviennent dans la production de graine.

Cependant une étude de BARNES et CLEVELAND (1963) sur la variabilité du nombre d'ovules par ovaire chez des luzernes diploïdes et tétraploïdes a montré qu'il

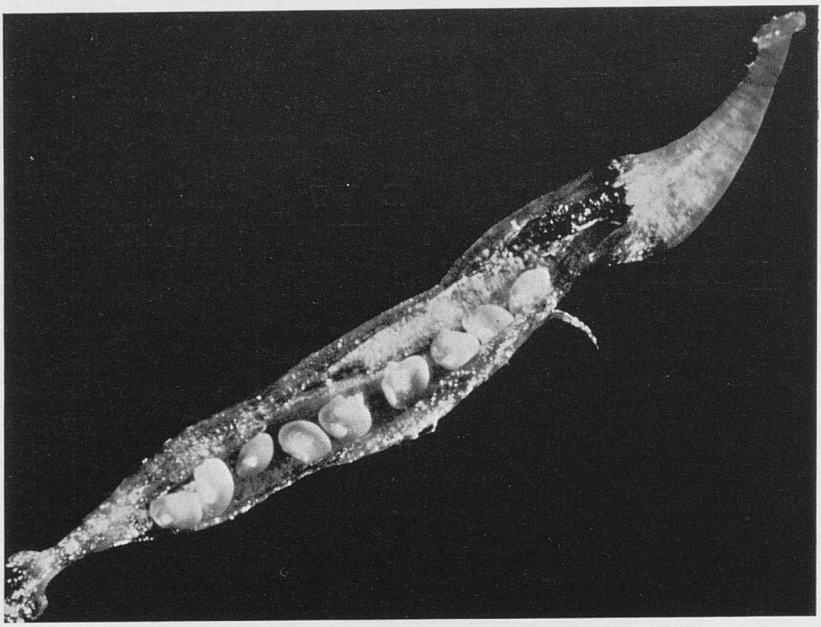


FIG. 1. — *Photographie de la dissection d'un ovaire de fleur de luzerne* (× 25)

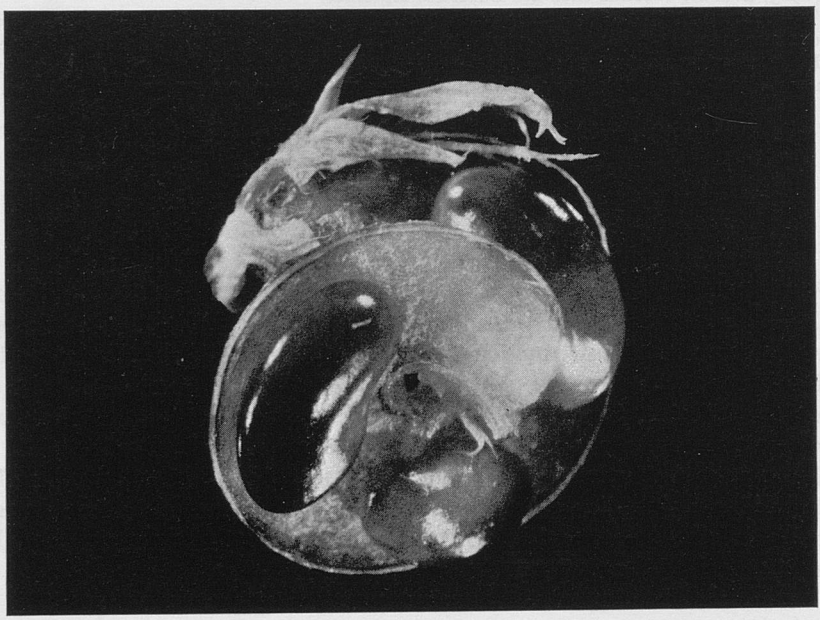


FIG. 2. — *Photographie de la dissection d'une gousse verte de luzerne* (× 10)

existait des différences significatives d'une plante à l'autre ; mais sur une plante donnée toutes les inflorescences ont en moyenne sensiblement le même nombre d'ovules par fleur, avec un gradient selon la position des fleurs dans l'inflorescence. Après avoir étudié l'hérédité du caractère chez les diploïdes, ils ont émis une hypothèse selon laquelle 4 locus influenceraient le nombre d'ovules par ovaire. Ces quatre gènes présenteraient des relations de dominance, complète pour trois d'entre eux, incomplète pour le quatrième. Les effets des gènes sur le nombre d'ovules seraient additifs.

Un certain nombre de familles de luzerne, utilisées par ailleurs pour des études d'auto- et d'interfertilité, ont été choisies pour étudier l'hérédité du nombre d'ovules par ovaire chez la Luzerne tétraploïde. Sept familles parentales numérotées 3, 4, 6, 7, 9, 10 et 11 ont été retenues pour avoir fourni tous les hybrides possibles.

Pour les familles parentales comme pour les hybrides, les ovaires de fleurs épanouies et non déclenchées sont disséqués et les ovules contenus dans chaque ovaire sont dénombrés sous la loupe binoculaire.

Les figures 1 et 2 montrent deux dissections faites l'une sur un ovaire de fleur non déclenchée, l'autre sur une gousse verte avant la maturation, trois graines se sont développées.

PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

1. — *Étude des familles*

Selon les familles, les dénombrements ont porté sur 20, 40 ou 60 ovaires. Les moyennes $\bar{x}$ et variances s^2 de chaque famille ont été estimées (tabl. 1). La comparaison des sept variances effectuée par le test de BARTLETT donne une valeur de χ^2

TABLEAU 1

Estimations des moyennes ($\bar{x}$) des variances (s^2) du nombre d'ovules par ovaire et des effets (α) des familles

Famille	3	4	6	7	9	10	11
$\bar{x}$	11,63	13,50	10,00	7,67	11,15	9,00	8,95
s^2	0,78	0,72	0,63	0,74	0,95	0,92	0,87
α	1,24	3,11	— 0,39	— 2,72	0,76	— 1,39	— 1,44

égale à 4,8, valeur correspondant, pour 6 degrés de liberté, à une probabilité voisine de 0,55. L'hypothèse d'égalité des variances étant satisfaite, une analyse de variance classique à un facteur a permis de tester l'existence éventuelle de différences entre les moyennes de familles.

Les résultats de l'analyse de variance (tabl. 2) montrent que les différences entre les familles sont hautement significatives. La comparaison des 7 moyennes, faite en utilisant la méthode des contrastes, permet avec un risque d'erreur de 5 p. 100, de classer les familles dans l'ordre suivant :

$$7 < 10, 11 < 6 < 9, 3 < 4$$

Les familles 10 et 11 d'une part, 9 et 3 d'autre part n'étant pas significativement différentes entre elles. Les écarts α entre la moyenne de chaque famille et la moyenne générale sont portés sur le tableau 1.

TABLEAU 2

Nombre d'ovules par ovaire

Analyse de variance sur les familles 3, 4, 6, 7, 9, 10 et 11

Source de variation	Somme des carrés	d.d.l.	Carré moyen	F
Totale	1 182,57	279		
Famille	960,86	6	160,14	197,2 **
Résiduelle	221,71	273	0,81	

** Significatif à 1 p. 100.

2. — *Étude des F_1*

Les produits d'autofécondations, peu nombreux, ne sont pas inclus dans cette étude qui comprend donc les 42 hybrides possibles entre les familles.

Chaque croisement est représenté par 3 individus. Toutes les plantes, réparties au hasard et également espacées dans un même bac de culture, se trouvent donc placées dans des conditions homogènes. Un certain nombre d'inflorescences sont prélevées au hasard sur chaque individu en début et en milieu de floraison. Les ovules contenus dans 15 ovaires sont ensuite dénombrés. Les inflorescences étant toujours de petite taille (10 fleurs au maximum), car la culture est faite en conditions artificielles et la température assez élevée, les variations du nombre d'ovules par ovaire le long de la grappe, mises en évidence par BARNES et CLEVELAND sont alors négligeables.

Un des trois individus représentant le croisement ♀6 × ♂4 ne s'est pas développé ; ses performances ont été estimées par la moyenne arithmétique des résultats des deux autres individus.

L'analyse de variance est faite en deux étapes. Une analyse hiérarchique permet de tester l'existence de différences entre individus frères et entre hybrides :

$$y_{ijkl} = \mu + v_{ij} + tijk + e_{ijkl}$$

y_{ijkl} est la l^{ieme} mesure faite sur le k^{ieme} individu représentant le croisement entre la femelle i et le mâle j ;

μ est la moyenne générale ;
v_{ij} est l'effet propre du croisement femelle $i \times$ mâle j ;
t_{ijk} est une variable aléatoire associée au k^{ieme} individu représentant le croisement $i \times j$;
e_{ijkl} est une variable aléatoire résiduelle.

Dans la seconde étape, le terme v_{ij} est décomposé de la façon suivante (GRIFFING, 1956).

$$v_{ij} = g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij}$$

g_i est l'aptitude à la combinaison générale du parent i ;
s_{ij} est la contribution spécifique au croisement $i \times j$ ($s_{ij} = s_{ji}$) ;
r_{ij} est la contribution de la différence entre les croisements réciproques

$$i \times j \text{ et } j \times i \ (r_{ij} = -r_{ji})$$

Les carrés moyens correspondant à gi, s_{ij} et r_{ij} se testeront tous par rapport au carré moyen correspondant à t_{ijk} puisque les effets des parents sont des effets fixes.

Les résultats de l'analyse (tabl. 3) mettent en évidence des différences significatives entre individus frères d'une part et entre croisements d'autre part.

TABLEAU 3

Nombre d'ovules par ovaire

Résultats de l'analyse de variance sur les F_1 issues des croisements entre les familles 3, 4, 6, 7, 9, 10 et 11

Source de variation	Somme des carrés	d.d.l.	Carré moyen	F
Totale	7 802,614	1 874	4,16	
Entre frères S	2 265,111	84	26,96	36,43 ** /R
Entre croisements	4 235,636	41	103,31	3,83 ** /S
Résiduelle R	1 301,867	1 749	0,74	
Décomposition de la variation entre croisements				
AGC	3 198,736	6	533,12	19,77 ** /S
ASC	540,600	14	38,61	1,43 /S NS
Réciproque	496,300	21	23,63	0,88 /S NS

** Significatif à 1 p. 100.

Les différences significatives entre individus frères signifient que la variabilité d'une plante est inférieure à la variabilité des 3 individus ayant les mêmes parents. Elles traduisent à la fois des différences d'ordre physiologique et d'ordre génétique qu'il n'est pas possible de dissocier sans répétition de l'expérience. Il faut remarquer que toutes les plantes sont placées dans des conditions homogènes ; par conséquent les différences génétiques entre individus frères doivent entrer pour une grande part dans la variabilité ; ces différences ne sont pas surprenantes puisque, malgré les autofécondations qu'elles ont subies, les plantes parentales n'étaient pas homozygotes.

La seconde décomposition montre que les différences entre croisements proviennent de différences entre les aptitudes à la combinaison générale des familles, puisque les autres effets ne sont pas significatifs. L'aptitude à la combinaison générale traduit les effets additifs des gènes et une fraction des interactions entre gènes. L'aptitude à la combinaison spécifique, qui traduit une autre fraction des interactions, n'étant pas significative, les effets des gènes sont donc essentiellement additifs et les effets d'hétérosis semblent pratiquement nuls.

Les estimations des aptitudes à la combinaison générale g_i sont portées sur le tableau 4.

TABLEAU 4

Nombre d'ovules par ovaire

Estimations des aptitudes à la combinaison générale (g_i) des familles parentales

Famille	3	4	6	7	9	10	11
g_i	0,75	1,20	0,66	— 1,24	0,69	— 1,53	— 0,54

Les résultats de l'analyse de variance donnent une estimation de la variance résiduelle égale à 0,73, valeur comparable à la variance résiduelle de la première analyse (0,81). La variance d'échantillonnage est donc restée constante au cours des deux expériences.

DISCUSSION

Il est possible de préciser l'hérédité du nombre d'ovules par ovaire en comparant les performances des parents et des descendants.

La corrélation globale entre le nombre moyen d'ovules par ovaire des descendants d'une famille et la valeur moyenne des parents est de 0,81. Chaque parent intervenant plusieurs fois dans la mesure du parent moyen, il n'est pas possible de déterminer le nombre de degrés de liberté, mais cette corrélation élevée est probablement significative.

La corrélation entre les effets α des familles et leurs aptitudes à la combinaison générale, égale à 0,87, est également significative.

Pour chaque famille, la corrélation entre la valeur moyenne des descendants et la mesure de l'autre parent a été estimée, chacune avec 5 degrés de liberté (tabl. 5).

Toutes ces corrélations sont significatives à 5 p. 100 ou à 1 p. 100, sauf celle estimée dans la famille 10.

TABLEAU 5

Nombre d'ovules par ovaire

Corrélations (r) intra familles entre la valeur moyenne des descendants et la mesure de l'autre parent

Famille	3	4	6	7	9	10	11
r	0,90 **	0,82 *	0,96 **	0,92 **	0,89 **	0,44	0,77 *

* Significatif à 5 p. 100.
** Significatif à 1 p. 100.

Les descendants de cette famille donnent généralement des performances inférieures aux moyennes parentales ; ce fait est particulièrement accentué chez les individus issus des croisements ♀ 11 × ♂ 10 et ♀ 10 × ♂ 11. L'une de ces plantes a présenté des ovaires d'apparence normale, mais ne contenant aucun ovule.

A partir de quelques plantes issues par autofécondation des familles 6, 9, 10 et 11, des nombres moyens d'ovules par ovaire ont pu être estimés (tabl. 6). Ces résultats partiels ne peuvent pas être analysés statistiquement, mais ils suggèrent que la valeur moyenne des descendants par autofécondation de la famille 10 est inférieure à la valeur moyenne de cette famille, alors que, pour les familles 6, 9 et 11, la différence entre la valeur moyenne du parent et celle du descendant en autofécondation paraît moins importante.

TABLEAU 6

Nombre moyen ($\bar{x}$) d'ovules par ovaire d'individus issus d'autofécondations

(familles 6, 9, 10 et 11)

Famille	6	9	10	11
$\bar{x}$	10,02	10,03	7,07	8,20

La famille 10 semble donc se comporter un peu différemment des autres familles. Toutefois, l'existence des aptitudes à la combinaison générale, de la corrélation descendant-parent moyen, et de la corrélation entre les moyennes des parents et les aptitudes

à la combinaison générale, permettent de dire que le nombre d'ovules par ovaire est gouverné par un système génétique à effets additifs et à héritabilité très élevée, l'hétérosis étant faible ou absente.

TABLEAU 7

Comparaisons du nombre de graines par gousse en croisements et du nombre d'ovules par ovaire

(familles 1, 2, 3, 4, 6, 7, 9, 10 et 11)

Famille	1	2	3	4	6	7	9	10	11
Nbre moy. de graines par gousse en croisement : $\bar{y}$ ...	2,22	2,81	3,33	3,84	2,54	3,08	8,03	3,19	3,58
Nbre moy. d'ovules par ovaire : $\bar{x}$	11,55	9,90	11,63	13,50	10,00	7,67	11,15	9,00	8,95
$\frac{\bar{y}}{\bar{x}} \times 100$ Pourcentage de réussite des ovules	19,2	28,4	28,6	28,4	25,4	40,1	72,0	35,4	40,0
Nbre max. de graines par gousse en croisement dans l'échantillon	5	7	8	10	6	7	14	7	7
Nbre max. d'ovules par ovaire dans l'échantillon ..	14	11	13	15	12	10	13	11	11
Nombre min. d'ovules par ovaire dans l'échantillon ..	10	7	10	12	9	6	10	7	7

Le pourcentage de réussite des ovules peut être estimé pour chaque famille par le rapport du nombre moyen de graines par gousse sur le nombre moyen d'ovules par ovaire (tabl. 7). La valeur calculée pour la famille 9 est nettement supérieure à celles des autres familles. Cette famille semble pouvoir produire pratiquement autant de graines qu'il y a d'ovules (le nombre maximal de graines par gousse est supérieur au nombre maximal d'ovules par ovaire ; ceci est dû simplement au hasard de l'échantillonnage). Par contre, les familles 2, 7, 10 et 11 produisent des gousses comportant un nombre maximal de graines pratiquement égal au nombre minimal d'ovules et les familles 3, 4 et 6 produisent des gousses comportant toujours un nombre de graines inférieur au nombre minimal d'ovules (tabl. 7). Il pourrait être intéressant de rechercher l'origine des variations du pourcentage de réussite des ovules. Si l'aptitude à posséder un grand nombre d'ovules fonctionnels a une origine génétique, — ce que les conditions de l'expérience ne permettent pas de préciser, — une sélection pour un grand nombre d'ovules, facile, puisque l'hérédité de caractère semble simple, pourrait être envisagée. Cette sélection, dans une lignée apte à former un grand nombre d'ovules fonctionnels, serait susceptible d'améliorer la production de graines.

Sans émettre d'hypothèse sur le nombre de gènes intervenant dans le caractère

étudié, les résultats qui viennent d'être énoncés sont en accord avec ceux que BARNES et CLEVELAND ont obtenus chez la Luzerne diploïde. Il ne semble donc pas s'ajouter d'interaction entre gènes pour l'hérédité du nombre d'ovules par ovaire chez la Luzerne cultivée tétraploïde.

Reçu pour publication en mai 1972.

SUMMARY

QUANTITATIVE INHERITANCE OF OVULES NUMBER PER OVARY IN SOME FAMILIES OF CULTIVATED LUCERN (*MEDICAGO SATIVA* L.)

In a study on diploid lucerns, BARNES and CLEVELAND (1963) show that ovules number per ovary has a relatively simple inheritance : genes effects being mainly additive. Seven lucern families are used in the present work to study the heredity of this character in tetraploids.

Diallel analysis shows that general combining abilities are important, whereas specific combining abilities, as well as reciprocal effects, are not significant. In tetraploids, just as in diploids, important interactions between genes do not occur for number of ovules per ovary heredity. The correlation between parents and offsprings performances is significant, ovules number per ovary has a strong heritability, therefore is easily selected. However, it is necessary to note that for a specific plant, mean number of seeds per pod in cross-pollination and mean number of ovules per ovary are not correlated.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BARNES D. K., CLEVELAND R. W., 1963. Inheritance of ovule number in diploid alfalfa. *Crop Sci.*, **3**, 499-504.

DATTÉE Y., 1972. Analyse quantitative de l'auto- et de l'interfertilité chez quelques familles de luzerne (*Medicago sativa*, L.). *Ann. Amélior. Plantes*, 22, 1, 5-21.

GARTNER DAVIS R. L., 1966. Effects of self compatibility on chance crossing in *Medicago sativa* L. *Crop Sci.*, **6**, 61-63.

GRIFFING B., 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel cross systems. *Biol. Sci.*, **9**, 463-493.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (2), 211-224.

RECHERCHES PRÉLIMINAIRES SUR LES POSSIBILITÉS D'AMÉLIORATION GÉNÉTIQUE DE LA RÉSISTANCE AU VIRUS R (*RATTLE-VIRUS*)

S. KALFOV et V. MÉLARD *

Institut de Recherche scientifique des Plantes maraîchères « Maritsa », Plovdiv (Bulgarie)

* *Station de la Pomme de Terre, Libramont (Belgique)*

RÉSUMÉ

Les premières études entreprises par les auteurs en 1970 sur le *virus R* (« Rattle-virus »), ont attiré l'attention sur la grande extension de ce virus et son importance économique considérable.

Les recherches ont aussitôt porté sur le comportement variétal vis-à-vis de ce virus et se sont étendues à divers semis de géniteurs interspécifiques et de *Solanum* américains.

Les auteurs pensent avoir trouvé dans le matériel étudié les indices de différents types de résistance : immunité, hypersensibilité, tolérance, résistance au champ.

Mots clés : *Pomme de terre, Virus R, Rattle-virus, amélioration,* Solanum *américains.*

INTRODUCTION

Les premières recherches entreprises en Belgique sur l'amélioration génétique de la pomme de terre, s'intéressèrent immédiatement aux problèmes multiples posés par la dégénérescense virale dont souffraient les cultures de cette plante. Deux virus, le *virus de l'Enroulement* et le *virus Y*, furent particulièrement étudiés. C'est ainsi que naquirent notamment les variétés *Electre, Erato, Mariline, Reina,* toutes obtentions résistantes à l'*Enroulement,* issues directement ou indirectement de la variété *Aquila* (Prof. Dr. K. O. MÜLLER) à partir d'une Solanée sauvage mexicaine : *Solanum demissum* LINDL.

En ce qui concerne le *virus Y*, le problème est en voie de règlement, grâce à une autre Solanée mexicaine : *Solanum stoloniferum* SCHLECHT. Des semis, issus d'un cinquième recroisement de cette espèce avec diverses variétés cultivées, nous laissent espérer pour bientôt une solution radicale. Nous avons en effet affaire chez *S. stoloniferum* à un caractère d'immunité de valeur bien plus grande que la simple résistance au champ que jusqu'à présent nous nous sommes efforcés d'introduire dans nos variétés cultivées (*Electre, Kalinka, Mariline*).

En outre, par hybridations interspécifiques complexes (à base de *S. acaule, S. andigenum, S. demissum, S. salamanii, S. stoloniferum* notamment), nous avons édifié ce que nous appelons les clones « V » qui possèdent une grande résistance à l'*Enroulement* et au *virus Y*. Ces clones constituent une précieuse réserve de gènes destinée à nous mettre à l'abri de tout développement inattendu de ces deux viroses.

Récemment, ces clones « V » devaient nous permettre d'éclairer plusieurs points restés obscurs dans notre travail. Nous trouvions fréquemment dans le matériel « hybrides » que nous maintenons en sélection clonale depuis le semis, des aspects virologiques atypiques que nous dénommions de façons fort différentes : plantes naines, grêles ou petites, aspect enroulé, aspect bigarré, aspect mosaïqué, aspect bouquet, aspect rhizoctone, « stengelbont », jaunissement des feuilles du bas, tiges courbées, aspect Y, ondulation du feuillage, petites folioles, jaunissement des bords, brunissement du sommet, mosaïque en taches, taches ou points nécrotiques, taches ou points chlorotiques, feuillage gaufré, etc. La cause en était inconnue. Nous l'attribuions tantôt à l'apparition d'une nouvelle souche de virus bien connus, tantôt à des déséquilibres génétiques ou physiologiques, ou encore à divers produits chimiques. Cependant, nous étions rarement satisfaits des explications que nous nous présentions. A la suite de recherches entreprises en commun à Libramont au début de l'année 1970 (1), de multiples examens sur diverses plantes indicatrices et la production d'antisérums spécifiques (MELARD, FOUARGE, 1971) devaient nous permettre d'attribuer à un seul et même virus, le *virus R* ou « *Rattle-virus* » ces multiples manifestations symptomatologiques (KALFOV, MELARD, 1970). Comme nous pensons que l'obtention de variétés naturellement résistantes est généralement la prophylaxie la plus sûre, la moins dangereuse pour un environnement de plus en plus menacé, et à long terme la moins onéreuse, nous avons voulu rechercher dans notre collection de pommes de terre, la présence de caractères génétiques de résistance.

MATÉRIEL

Les recherches ont porté :

a) Sur un ensemble de 19 variétés, hybrides et géniteurs interspécifiques de notre collection. On trouve dans la généalogie de ces génotypes 6 espèces sauvages : *Solanum acaule, S. andigenum, S. demissum, S. spegazzinii, S. stoloniferum, S. vernei*. Les plants utilisés provenaient de clones « S 1 » (2) ; ils avaient été préalablement indexés, examinés aux antisérums X, S, M, Y, puis sur *Solanum demissum* de COCKERHAN et toute plante aberrante avait été éliminée :

(1) Nous remercions vivement le Service des Relations culturelles, Fonds belgo-bulgare qui a permis le stage de M. KALFOV à la Station de la Pomme de terre de Libramont.

(2) Le schéma généalogique belge prévoit les dénominations suivantes :
S o : semenceaux de départ de la sélection clonale
S 1 : semenceaux issus de la reproduction végétative de ces clones S o
S 2 : semenceaux issus de la reproduction végétative de ces clones S 1 etc..

b) Sur un ensemble de 19 fécondations naturelles (« F_2 ») de variétés, hybrides et géniteurs interspécifiques. On trouve dans la généalogie de ce matériel 5 espèces sauvages : *Solanum acaule, S. andigenum, S. demissum, S. salamanii, S. stoloniferum.*

c) Sur un ensemble de 4 croisements (« F_1 ») entre *Rosalux*, géniteur belge d'origine interspécifique (*S. acaule*) et 4 hybrides ou géniteurs choisis pour leur résistance au virus de l'*Enroulement.*

Cultivée deux ans durant un sol de Sint-Eloois-Vijve (Waregem), où la plupart des variétés de pommes de terre montrent généralement des taches de fer dans leurs tubercules (milieu « R »), *Rosalux* a manifesté une résistance relativement grande à ce défaut (2,1 p. 100 en moyenne) alors que chez le génotype le plus sensible (« S 10 »), 32 p. 100 des tubercules produits montraient des taches de fer internes.

d) Sur un ensemble de 54 fécondations naturelles de 54 lignées de 6 *Solanum* américains : *Solanum acaule, S. andigenum, S. boliviense, S. chacoense, S. demissum, S. multidissectum* appartenant à 5 séries sytématiques : *Acaulia, Commersoniana, Demissa, Megistacroloba, Tuberosa.*

Les tableaux 1 (A et B) donnent la généalogie et l'origine de tout le matériel étudié.

TABLEAU I A

Généalogie des génotypes inoculés de virus R

Alpha	*Paul Krüger* × *Preferent*
Aquila	((*Polanin* × *Ef. Stamm*) × *Hindenburg*) × *Konsuragis*
Arka	*MPI 19268* × *Gineke*
B 522-33	*X 792.94* × *X 1241.91*
E 4	*S. andigenum 43.1.4.3*
E 7	*Urgenta* × (*S. andigenum.43* × *Aquila/2.2*) 110
Fortuna	*Ella* × (*S. andigenum* × *S. tuberosum*)
Gineke	*Ultimus* × *Record*
Gracilia	*MPI 54.41.29.288* = (*S. stoloniferum* × *S. tuberosum*) F′
Katahdin	*USDA 24642* × *USDA 40568*
Katia	*M 2* × *M 12*
Mariline	*Urgenta* × *Aquila*
M 2	*MPI 44.1004.5* = *Aquila* × ((*S. tuberosum* × *S. andigenum*) × *Mittelfrühe*)
M 5 n 20	*MPI 47.180* = (*S. salamanii* × *Flava*) × *Merkur*
M 12	*MPI 47.102.33* = (*S. acaule* × *S. tuberosum*) F′ 6 ?
Panther	*BRA St.* × *Tiger*
Regina	*Libertas* × *Voran*
Rosalux	*Katia* × *Vitelotte rouge*
Sagitta	*Schwalbe* × (*S. andigenum 54.3.14.34* × *Oberarnbacher Frühe*)
Voldagsen 44.335.130	—
Voldagsen 44.685.1	—
X 927-3	*AAP 9* (*S. demissum* et *S. maglia*) × *Katahdin*

MÉTHODES

L'inoculation des 19 génotypes (plantes issues de semenceaux) s'est faite de trois façons différentes : par pulvérisation du feuillage, par pulvérisation des racines, par le sol (Kalfov, Mélard, 1971). Les résultats les plus spectaculaires ont été obtenus par pulvérisation des racines. La méthode utilisée était la suivante : on pulvérise les racines des plants, préalablement germés et enracinés, avec de l'eau distillée additionnée de carborandum 400. On plonge ensuite les semenceaux durant une minute dans une solution 1 : 2 préparée à partir de jus de tabacs infectés de *Virus R.* Les semenceaux ainsi inoculés sont alors plantés en serre.

Quant à l'inoculation des semis (plantules issues de graines), elle s'est faite uniquement par infections répétées du feuillage. La première inoculation a eu lieu par pulvérisation dès le stade

TABLEAU I B

Origine des lignées de Solanum *américains inoculées par frottement de* virus R

Espèces et lignées	Origine	Espèces et lignées	Origine	Espèces et lignées	Origine
S. acaule		*S. chacoense*		dem 70.1	Cor. 14283 = P. I. 161366
aca 8	E. B. S. 9, type bas von Rosenstiel	chc 20	C. P. C. 1158 = R 51.132 = E. B. S. 351	— 72.1	Cor. 14435 = P. I. 161729
— 9 (I)	Pologne	— 27	P. I. 133664	— 73.3	P. I. 161731
— 9 (E)	—	— 32	P. I. 189219 = R 51.150 = C. P. C. 1317.1 = E. B. S. 385	— 76.1	Reddick 521 = E. B. S. 48.159.33 = P. I. 175408
— 12	C. P. C. 528.7.1 = P. I. 195.160	*S. demissum*		— 80	Cor. 14209
— 19.1	M. P. I. Z. = R 51.17	dem 13.1	Orgeo 26	— 80.2	—
— 19.2	— —	— 13.1.1	—	— 80.9	—
— 22	« Checcae » = E. B. S. 342 = C. P. C. 537.6 = R 51.13	— 13.1.3	—	— 80.10	—
— 26.1	Angleterre = 319.1	— 13.1.7	—	— 102.1	tlaxpelhualcoense
— 26.2	— —	— 48.34.18.1	Wageningen 741	— 107	P. I. 161176
— 26.3	— —	— 48.34.18.2	—	— 107.5	—
— 26.4	— —	— 48.34.18.3	—	— 108	Cor. 14265 = P. I. 161179
— 28.1	P. I. 175396	— 48.34.21.3	—	— 109.1	P. I. 161169
— 35.1	P. I. 230530 = Swa 2	— 48.34.31	—	— 117	P. I. 161168
S. andigenum		— 48.34.31.5	—	*S. multidissectum*	
adg 33	Pérou = Muru pfoccoya	— 51.1	C. P. C. 1364.3	mlt 3.1	P. I. 210042
S. boliviense		— 51.3	—		
blv 1.12	P. I. 265860 = EBS 1795	— 51.4	—		
— 4.7	P. I. 310974	— 53.1	U. S. A.		
— 4.9	—	— 53.1.3	—		
— 4.12	—	— 54	Cor. 14267 = P. I. 161181		
		— 68.3	Cor. 14222 = P. I. 161153		

« 2 feuilles », elle a été répétée de la même façon 5 jours après. Une troisième inoculation a eu lieu par frottement à l'aide de jus infecté additionné de carborandum 400. L'inoculum « R » utilisé était constitué de deux souches reçues du Prof. Dr Bode, Directeur de l'Institut für landwirtschaftliche Virusforschung, Braunschweig.

Les examens ont porté à la fois sur la végétation et la tubérisation. Chez les plantes infectées, nous avons noté une trentaine de symptômes. De nombreux examens sérologiques, à l'antisérum « R » notamment (Mélard, Fouarge, 1971), ont été également effectués. Toute la récolte, à l'exception d'un seul tubercule conservé pour une replantation éventuelle l'année suivante, a été examinée pour la présence de taches de fer internes c'est-à-dire de nécroses brunes d'aspects divers (points, taches, stries, arcs) répartis dans la chair du tubercule ou dans le système vasculaire (coloration des vaisseaux). Du fait de leur très faible tubérisation, les semis de *Solanum* américains n'ont pu être soumis à pareil examen.

Les semenceaux, produits par les plantes restées apparemment saines et n'ayant pas réagi positivement à l'antisérum « R », ont été replantés en serre. Les mêmes observations décrites ci-dessous, ont été faites sur ce matériel de première reproduction végétative.

RÉSULTATS

Nous avons rassemblé les résultats obtenus dans quatre tableaux donnant les taux d'infection de la végétation et des tubercules.

a) tableau 2 : Comportement au *virus R* de 19 variétés, hybrides et géniteurs interspécifiques.

b) tableau 3 : Comportement au *virus R* de 19 fécondations naturelles (F_2).

c) tableau 4 : Comportement au *virus R* de 4 croisements (F_1).

d) tableau 5 : Comportement au *virus R* de 54 lignées de 6 *Solanum* américains.

a) Les 19 génotypes inoculés de *virus R* ont tous réagi rapidement à l'infection par des symptômes plus ou moins nets et généralement caractéristiques du génotype Quelques-uns d'entre eux : *Aquila, Electre, E 4, E 7, Gracilia, Schwalbe, vrnt 2, vrnt 3 V 21 a 8* et *V 75.65* ont montré des nécroses du feuillage d'intensité et de fréquence variables.

En ce qui concerne les tubercules, nous considérons les chiffres d'infection présentés — qui se rapportent donc à des taches de fer plus ou moins nettes réparties dans la chair de la pomme de terre — comme une indication non de la réceptivité, mais de la sensibilité du génotype au *virus R* dans le tubercule. Les génotypes *V 75.65, Eersteling rouge, vrnt 4, E 4* apparaissent plutôt sujets à cette extériorisation du virus dans le tubercule, *Electre* et *E 7* y sont, par contre, peu enclins.

b) Les 19 origines « F_2 », inoculées de *virus R*, ont toutes réagi à l'infection plus ou moins rapidement et avec des symptômes très variables.

Nous en avons noté une trentaine, entre autres : recourbement de la tige, jaunissement de la plante, déformation du limbe foliaire, recourbement des folioles, etc. Une plantule, issue de fécondation naturelle de *X 927-3*, est restée longtemps sans symptôme. L'examen à l'antisérum « R » préparé à Libramont (Melard, Fouargue, 1971), a cependant révélé la présence de *virus R*.

Certaines origines ont réagi dans une faible proportion il est vrai — par du nanisme, des plantes grêles ou petites, parfois même de l'acronécrose. Il s'agit notamment des fécondations naturelles de *B 522-33, M 2, Voldagsen 44.135.130, X 927-3*

Un type de réaction pourrait être, selon nous, l'indice d'une hypersensibilité qui est à vérifier à partir de plantes issues de tubercules. Nous croyons qu'il sera possible de l'accroître, selon le mode d'hérédité du caractère, par des autofécondations ou croisements appropriés. Nous pensons également par analogie à ce que avons constaté dans l'amélioration de la résistance au virus de *l'Enroulement*, que la résistance opposée à l'infection par les génotypes qui ne montrent que tardivement des symptômes d'attaque, indique une certaine résistance génétique. A la limite, les plantes tolérantes — qui ne montrent guère ou pas du tout de symptômes — pourraient être aussi de valeur, tout au moins dans la pratique, tant que l'on ne connaît pas de variétés suffisamment résistantes au virus.

TABLEAU 2

Comportement au virus R de *19 génotypes*

Génotype	Nombre de plantes inoculées	Nombre de tubercules récoltés	Nombre de tubercules ferrés	%
Aquila	6	20	1	5,0
Bintje	11	61	1	1,6
Eersteling rouge	11	28	5	17,9
Electre	12	78	0	0
E 4	6	18	3	16,7
E 7	6	29	0	0
Gracilia	11	96	10	10,4
Mariline	11	58	2	3,4
Rosalux	13	72	3	4,2
Schwalbe	6	45	1	2,2
S 10	12	42	2	4,8
spgt 1	6	16	1	6,2
vrnt 1	6	25	2	8,0
vrnt 2	5	47	2	4,2
vrnt 3	6	34	2	5,9
vrnt 4	6	17	2	17,6
V 21 a 8	6	16	1	6,2
V 75.65	6	9	2	22,2
Y 5	6	12	1	8,3
19 génotypes	152	723	41	5,7

En ce qui concerne les tubercules, nous avons considéré comme « ferré » tout génotype dont au moins un tubercule montrait soit des taches de fer de la chair (points, taches, stries, arcs nécrotiques) soit des nécroses du système vasculaire. Dans ces conditions, 23,2 p. 100 des tubercules examinés ont montré ces nécroses internes. Le taux d'infection va de 2,7 p. 100 (chez *M 2 n*), 9,5 p. 100 (chez *X 927 . 3 n*) à 37,5 p. 100 (chez *Arka n*) et même 65 p. 100 (chez *Alpha n*).

Nous voyons donc que si dans le feuillage l'infection atteint plus ou moins rapidement un taux de 100 p. 100, dans les tubercules, par contre, un quart à peine des génotypes inoculés (22,1 p. 100) manifeste les symptômes plus ou moins nets de l'infection.

TABLEAU 3

Comportement au virus R *de 19 fécondations naturelles* (« F_2 »)

« F_2 »	Nombre de génotypes												
	inoculés R 1970	récoltés 1970	ferrés		replantés 1971	à feuillage			ferrés	récoltés 1971			
			nombre	%		virosé R et éliminé	sains			à feuillage sain		nombre	%
							partiel.	total.		partiel.	total.		
Alpha	40	40	26	65,0	13	3	8	2	0	7	2	9	22,5
Aquila	40	39	9	23,1	28	12	8	8	0	8	8	16	40,0
Arka	40	40	15	37,5	20	8	5	7	1	4	7	11	27,5
B 522-33	40	37	7	18,9	17	12	3	2	0	3	2	5	12,5
Fortuna	34	30	4	13,3	27	10	8	9	0	8	9	17	50,0
Gineke	40	40	5	12,5	34	17	9	8	0	9	8	17	42,5
Gracilia	35	26	8	30,7	17	8	5	4	0	5	4	9	25,7
Katahdin	39	37	9	24,3	16	6	6	4	0	6	4	10	25,6
Katia	32	32	6	18,7	25	12	10	3	0	10	3	13	40,6
Mariline	20	15	4	26,7	14	11	0	3	0	0	2	2	10,0
M 2	39	37	1	2,7	29	9	15	5	0	15	4	19	48,7
M 5 n 20	39	39	12	30,8	26	5	13	8	0	13	8	21	53,8
M 12	40	40	10	25,0	27	13	8	6	0	8	6	14	35,0
Panther	39	39	7	17,9	22	14	3	5	0	3	5	8	20,5
Regina	40	40	12	30,0	24	6	10	8	0	10	8	18	45,0
Sagitta	40	37	6	16,2	26	8	9	9	0	9	9	18	45,0
Voldagsen 44.335.130	37	35	4	11,4	26	12	2	12	0	1	12	13	35,1
Voldgsen 44.685.1	39	39	7	17,9	30	9	12	9	0	12	9	21	53,8
X 927-3	23	21	2	9,5	16	10	1	5	0	1	5	6	26,1
19 « F_2 »	696	663	154	23,2	437	185	135	117	1	132	115	247	56,5
P. 100/437						42,3	30,9	26,8		30,2	26,3		
P. 100/696		95,3		22,1	62,8	26,6	19,4	16,8		19,0	16,5		35,5

TABLEAU 4

Comportement au virus R *de 4 « F_1 »*

« F_1 »	Génotypes								
	inoculés	apparemment		récoltés 1970	« ferrés »	replantés 1971	virosés R	récoltés 1971	« ferrés »
		hypersensibles	tolérants						
Rosalux × *Aquila*	42	1	2	41	39	37	19	18	0
Rosalux × *E 4*.....	40	0	13	10	10	10	2	8	0
Rosalux × *E 7*.....	40	2	2	40	40	37	20	17	0
Rosalux × *Mariline*	40	0	6	39	35	38	22	16	0
Total : nombre	162	3	23	130	124	122	63	59	0
P. 100/122							51,6	48,4	0
P. 100/162		1,8	14,2	80,2	95,4	75,3	38,9	36,4	0

Par contre, si nous replantons la première reproduction végétative de ces génotypes, nous arrivons à un taux d'infection du feuillage qui n'est plus que de 73,2 p. 100 et même de 42,3 p. 100 si on tient compte des génotypes dont la descendance est en partie saine.

L'examen des tubercules pour la présence de nécroses internes ne révèle pratiquement pas d'infection nouvelle et ne modifie guère les chiffres ci-dessus. On arrive ainsi dans la première reproduction végétative à un taux de résistance de 16,5 p. 100, si on ne considère que les génotypes apparemment sains dans toute leur descendance et de 35,5 p. 100 si on accepte également les génotypes dont au moins un des semenceaux a donné une plante apparemment saine. Cependant ce taux de résistance varie fortement suivant les génotypes : de 10 p. 100 (*Mariline n*) à plus de 50 p. 100 (*M 5 n 20, Voldagsen 44.685.1, Fortuna*).

c) Les quatre croisements (« F_1 ») de *Rosalux*, inoculés de *virus R*, ont tous réagi à l'infection, plus ou moins rapidement et avec des symptômes variables. Ici aussi, nous avons noté dans les semis inoculés des réactions d'hypersensibilité (1,8 p. 100) et de tolérance (14,2 p. 100), déjà remarquées lors des inoculations des semis « F_2 ». La valeur de ces réactions nous est encore inconnue, mais elles méritent de retenir l'attention de l'améliorateur car elles rappellent ce que l'on constate lors d'inoculations de *virus Y* ou d'*Enroulement*.

Si nous examinons la première reproduction végétative, nous voyons que le taux d'infection du feuillage — de 100 p. 100 dans les plantules issues des semis inoculés de *virus R* — passe à 51,6 p. 100 dans les plantes issues de tubercules.

L'infection du tubercule subit une régression analogue. Nous n'avons pu examiner la tubérisation des génotypes qui avaient manifesté lors de leur première reproduction végétative des symptômes divers de *virus R*, mais l'étude des tubercules produits par les génotypes apparemment sains n'a pas permis d'y détecter le moindre tubercule « ferré ». L'examen à l'antisérum « R » de la deuxième reproduction végétative de ces génotypes ainsi que de nouvelles inoculations de *virus R* nous permettront de voir plus clair dans le problème.

d) Des 1 733 plantules issues de 54 lignées de 6 *Solanum* américains, que nous avons inoculées de *virus R*, nous en avons éliminé 1 227 (soit 70,8 p. 100) qui avaient manifesté l'un ou l'autre symptôme de *virus R*, à savoir : des déformations foliaires (29,4 p. 100), ondulation du limbe foliaire (21,1 p. 100), jaunissement de la plante (13,8 p. 100), etc. Il a été récolté 440 génotypes (soit 25,4 p. 100) qui avaient apparemment résisté à l'infection et avaient tubérisé.

Nous avons parmi ces génotypes des lignées des 6 espèces examinées. Cependant, certaines de ces lignées paraissaient plus résistantes à l'infection que d'autres, par exemple :

S. acaule, lignées 12 (qui malheureusement ne tubérisait pas du tout), 35.1, 28.1, 26.3
S. boliviense, lignée 4.9
S. chacoense, lignée 32
S. demissum, lignées, 54, 80, 80.10, 102.1, 107, 107.5, 108, 109.1 et 117.

Vu la faiblesse de tubérisation de ces génotypes sauvages, nous n'avons pu examiner la présence dans les tubercules de « taches de fer ».

TABLEAU 5

Comportement au virus R *de 54 lignées de 6* Solanum *américains*

Semis	Nombre de plantules (= génotypes)					
	inoculées 1970	virosées R	récoltées et replantées	virosées R	apparemment saines	récoltées 1971
aca 8	8	7	1	1	0	0
— 9 (I)	34	26	6	4	2	0
— 9 (E)	38	29	5	2	3	0
— 12	6	0	0	—	—	—
— 19.1	39	33	5 *	1	4	1
— .2	17	8	4	1	3	0
— 22	19	15	4	0	4	2
— 26.1	32	20	0 *	—	—	—
— .2	31	30	0	—	—	—
— .3	40	21	16	7	9	0
— .4	37	17	7	2	5	0
— 28.1	35	17	16	4	12	0
— 35.1	38	8	27	10	17	3
S. acaule nombre	374	231	91	32	59	6
S. acaule p. 100		61,8	24,3	8,6	15,8	1,6
blv 1.12	37	28	4	1	3	1
— 4.7	20	20	0	—	—	—
— .9	14	9	4	4	0	0
— .12	10	10	0	—	—	—
S. boliviense nombre	81	67	8	5	3	1
S. boliviense p. 100		82,7	9,9	6,2	3,7	1,2
chc 20	40	35	4	2	2	2
— 27	39	34	5	4	1	1
— 32	10	6	3	1	2	2
S. chacoense nombre	89	75	12	7	5	5
S. chacoense p. 100		84,3	13,5	7,9	5,6	5,6
S. andigenum 33	40	32	8	7	1	1
S. multidissectum 3.1	20	19	1	0	1	1
Tuberosa nombre	60	51	9	7	2	2
Tuberosa p. 100		85,0	15,0	11,7	3,3	3,3
dem 13.1	39	31	8	7	1	0
.1.1	38	35	3	1	2	2
.3	38	30	8	5	3	1
.7	18	16	2	0	2	2
48.34.18.1	41	31	10	4	6	6
.2	39	33	6	4	2	1
.3	22	18	4	2	2	2
.18	37	27	8	6	2	2

* = 2 plantules de la lignées « aca 26.1 » probablement mélangées avec la lignée « aca 19.1 ».

TABLEAU 5 *(suite)*

Semis	Nombre de plantules (= génotypes)					
	inoculées 1970	virosées R	récoltées et replantées	virosées R	apparamment saines	récoltées 1971
.21.3	38	31	7	2	5	3
.31	20	15	5	2	3	2
.31.5	41	31	10	3	7	3
51.1	19	14	5	4	1	1
.3	19	16	3	3	0	0
.4	19	19	0	—	—	—
53.1	36	30	6	6	0	0
.1.3	32	23	8	3	5	4
54	39	24	15	7	8	0
68.3	35	27	8	6	2	0
70.1	40	38	2	1	1	1
72.1	40	32	8	6	2	1
73.3	40	34	6	3	3	0
76.1	40	29	11	9	2	1
80	44	25	19	14	5	5
.2	39	30	9	8	1	1
.9	40	29	11	7	4	4
.10	40	24	16	12	4	4
102.1	40	19	19	15	4	4
107	40	15	24	23	1	0
.5	40	17	23	20	3	3
108	40	17	23	7	16	13
109.1	37	20	17	12	5	5
117	39	23	16	15	1	0
S. demissum nombre	1 129	803	320	217	103	71
S. demissum p. 100		71,1	28,3	19,2	9,1	6,3
Total général nombre	1 733	1 227	440	268	172	85
Total général p. 100/440				0,9	39,1	19,3
Total général p. 100/733		70,8	25,4	15,5	9,9	4,9

Parmi la première reproduction végétative de ce matériel, nous avons retrouvé le virus dans 60,9 p. 100 des génotypes replantés. Il s'agissait surtout de génotypes qui avaient échappé à la détection par suite de dépérissement prématuré. 172 génotypes, soit 39,1 p. 100 du matériel replanté et 9,9 p. 100 du matériel de départ, étaient apparemment sains. La moitié environ de ces génotypes a tubérisé et a pu être récoltée : 85 génotypes, soit 19,3 p. 100 du matériel replanté et 4,9 p. 100 du matériel de départ.

Nous retrouvons parmi ces génotypes 32 lignées des 6 espèces examinées, soit :

S. acaule, lignée 35.1 (dont beaucoup de génotypes ne tubérisent pas)
S. demissum, lignées 48.34, 34.18.1, 80, 80.10, 102.1, 108 et 109.1.

DISCUSSION

a) Dans le tableau 2, relatif à l'inoculation de génotypes, nous voyons que certains génotypes réagissent au *virus R* par des nécroses du feuillage. Ce type de réaction, bien que sans importance dans la pratique pour le génotype lui-même, mérite un examen sérieux, visant notamment la recherche du caractère d'hypersensibilité. La recherche de cette réaction pourrait être accrue par autofécondations ou recroisements judicieux.

Il est possible également que, comme les nécroses du feuillage, les nécroses des tubercules soient l'indice de quelque hypersensibilité que l'on pourrait accroître par des autofécondations et croisements raisonnés.

Deux remarques s'imposent cependant :

— il ne semble pas y avoir corrélation entre les deux manifestations symptomatologiques, l'une et l'autre paraissent conditionnées par des facteurs différents ;

— les semenceaux « ferrés » donnent généralement naissance à des plantes infectées, quoique les symptômes soient souvent fortement atténués.

b) Dans les tableaux 3 et 4, relatifs à l'inoculation de semis « commerciaux » (« F_2 » et « F_1 »), nous voyons que certaines origines réagissent au *virus R* par du nanisme, voire de l'acronécrose. D'autres tardent à manifester les symptômes de l'infection, montrant même de la tolérance.

Par analogie avec ce qui se passe lors d'inoculations du virus de l'*Enroulement* (*Apta* F_2 par ex.) ou du *virus Y* (*Katahdin* F_2) on peut admettre que ces trois types de réaction supposent la présence de caractères héréditaires de résistance, qui renforcés par des autofécondations ou des croisements raisonnés, pourraient conférer à la pomme de terre l'un ou l'autre type de résistance : hypersensibilité, résistance au champ, tolérance.

c) Dans le tableau 5, relatif à l'inoculation de semis « sauvages », nous voyons que certaines origines réagissent au *virus R* par l'absence complète de symptômes, dans le feuillage tout au moins, tant chez la plantule issue de la graine que chez la plante issue du tubercule. Ce caractère, qui rappelle l'immunité présentée au *virus Y* par certaines lignées de la Solanée mexicaine *S. stoloniferum* ainsi que par quelques hybrides qui en sont issus (*Gracilia, Y 5*), est d'une valeur bien plus grande que la simple résistance au champ. Il est regrettable que la faible tubérisation de ces *Solanum* ne permette pas l'étude de la présence de « taches de fer » dans les tubercules et que nombre de ces génotypes apparemment immuns soient perdus par défaut de tubérisation. Il faut aussi remarquer qu'on est bien loin d'avoir inventorié les caractères de résistance des Solanées tubérifères.

CONCLUSION

Des premières recherches sur l'amélioration génétique de la résistance au *virus R*, il résulte que les pommes de terre infectées artificiellement par ce virus y

réagissent par de multiples symptômes dont certains laissent supposer la présence de types divers de résistance, tels que tolérance (absence de symptômes), résistance au champ (extériorisation lente des symptômes), hypersensibilité (nanisme et nécroses), immunité (chez diverses lignées de *Solanum* américains).

Chaque type de résistance possède une valeur intrinsèque. Si l'immunité nous semble le facteur idéal vers lequel doivent tendre tous nos efforts, la résistance au champ, voire la tolérance, peuvent avoir une valeur, peut-être temporaire, mais immédiate, étant données la grande extension du *virus R* et l'absence actuelle de toute résistance variétale.

Reçu pour publication en mars 1972.

SUMMARY

PRELIMINARY RESEARCH ON THE POSSIBILITIES OF GENETICAL IMPROVEMENT OF RESISTANCE TO RATTLE-VIRUS

Early research undertaken in Belgium on genetic improvement of the potato took an immediate interest in the problem posed by viral degeneration. Two viruses in particular were studied : the *Leaf-roll Virus* and *Virus Y*. Thanks to complex interspecific hybridizations (based on *S. acaule S. andigenum, S. demissum, S. salamanii, S. stoloniferum* among others), genitors possessing a very high resistance to these two viruses resulted (« V clones »).

In the « V » clones, we frequently found atypical viral aspects, denominated in different ways, and which we could not attribute to any of the viruses known in Belgium : *Leaf-roll, Y, X, S,* or *M*. Following research undertaken jointly in 1970 at Libramont Station these multiple symptomatological manifestations were attributed to one single virus, *Virus R* (Rattle-virus).

We then studied our genetic material for the presence of genetic characters of resistance. The following were thus studied :

— 19 interspecific varieties, hybrids and genitors ;
— 19 natural fertilizations (F_2) of interspecific varieties, hybrids and genitors ;
— 4 crossings (F_1) between the Belgian genitor *Rosalux* and hybrids resistant to *Leaf-roll* ;
— 54 natural fertilizations of 54 lines of 6 American *Solanum*.

Inoculation of plants obtained from seeds was performed in three different ways : by spraying foliage, by spraying roots or by the soil. Inoculation of seedlings was performed by repeated inoculations of the foliage.

As a rule, examinations related to both the foliage (where we noted around thirty symptoms) and the tuberization (brown necroses of the flesh). From the examination of results obtained it appears that :

— with the exception of American *Solanum*, all the genotypes inoculated with *Rattle-virus* showed the infection in the foliage sooner or later ;
— some of the genotypes showed symptoms which could be the indication of a hypersensitivity reaction ;
— in the tuber, on the other hand, the infection appeared with a different frequency ;
— out of 1 733 plantules descended from 54 lines of 6 American *Solanum* inoculated with *Rattle-virus*, 440 genotypes (25.4 p. 100) were selected which had apparently resisted to the infection and had tuberized. Some of the lines appeared more resistant to the infection than others.

From this preliminary research, consequently, the potato reacts to *Rattle-virus* inoculation by multiple symptoms, some of which presuppose the presence of characters of resistance : tolerance, field resistance, hypersensitivity, immunity. After checking the presence of these characters, it will be possible to enter upon, from this material, genetic improvement of resistance to *Rattle-virus*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CADMAN C. H., 1958. The ring necrosis virus of potato. *Proc. 3rd conf. on potato virus diseases*, Lisse-Wageningen, 1957, **88**, 168-172.

HARRISON B. D., WOODS R. D., 1966. Serotypes and particle dimensions of Tobacco Rattle-virus from Europe and America. *Virology*, **28**, 610-620.

KALFOV S., MÉLARD V., 1970. *Recherches sur le virus de la Marbrure du feuillage, des tiges et des tubercules de la pomme de terre* (« Virus R ») (sous presse).

KALFOV S., MÉLARD V., 1971. *Recherches sur l'amélioration génétique de la résistance au virus R.* I. Comportement variétal. Influence du mode d'inoculation (sous presse).

MÉLARD V., FOUARGE G., 1971. Un antisérum « R » comme moyen d'identification du « Rattle-virus » de la pomme de terre. *Parasitica*, **27**, 1, 11-15.

ROLAND G., 1967. Recherches sur le virus du « Tobacco Rattle-virus ». *Parasitica*, **23**, 4, 120-127.

ROZENDAAL A., THUNG T. H., VAN DER WANT J. P. H., 1953. Soil-borne virus diseases. *Proc. 7th intern. bot. Congr. Stockholsm*, 1950, 709-710.

VAN HOOF H. A., MAAT D. Z., SEINHORT J. W., 1966. Viruses of the tobacco Rattle-virus group in Northern Italy : Their vectors and serological relationships. *Netherl. J. Plant Pathol.*, **72**, 253-258.

WALKINSHAW C. H., LARSON R. H., 1959. Corky ringspot of potato. A soilborn virus disease. *Univer. Wisconsin, Res. Bull.*, **217**, 1-31.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (2), 225-232.

POLYMORPHISME DE LA LUZERNE : ÉTUDE D'UNE SÉLECTION POUR LA GERMINATION EN PRÉSENCE DE CHLORURE DE SODIUM AU SEIN DU CULTIVAR *GABÈS* (1)

B. TEYSSENDIER DE LA SERVE (2) et J.-P. BOUTIN (2)
avec la collaboration technique de H. ABDESSLEM

Laboratoire de Production fourragère
Institut national agronomique de Tunis
43, rue Charles-Nicolle,
Tunis (Tunisie)

RÉSUMÉ

On a opéré une sélection pour la germination en présence de chlorure de sodium sur une population de luzerne de Gabès : un cultivar méridional proche de *Medicago sativa* L. Cette sélection améliore la vigueur de la plante à tous les stades de son développement et augmente la fréquence des types correspondant à la description stricte de *M. sativa* L.

Mots clés : *Luzerne, polymorphisme, vigueur, chlorure de sodium.*

I. — INTRODUCTION

La luzerne de Gabès se classe parmi les types méridionaux ou méditerranéens de Luzerne, proches de *Medicago sativa* L. Ces types (COURANJOU, 1965 ; BLONDON, CHESNEAUX et GUY, 1967 ; BLONDON et GUY, 1969) sont surtout caractérisés par un port dressé, une tige forte, des fleurs violettes, une racine pivotante, leur sensibilité au froid liée à une absence de repos hivernal et leur indifférence à la photopériode. Ils ont, en zone à hiver doux, une croissance plus rapide et un rendement plus important que les types septentrionaux. Ces derniers sont des types de jours longs ; ils

(1) Ce travail a été effectué au cours d'une période de coopération culturelle à l'I. N. A. T. pendant la durée du service national.

(2) Adresse actuelle : Station de Physiologie végétale, C. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78 - Versailles.

subissent un repos hivernal et sont résistants au froid ; ils ont un port étalé, des tiges fines, des fleurs bigarrées et sont intermédiaires entre *M. falcata* L. et *M. sativa* L.

Il est intéressant de pouvoir distinguer des variétés ou de sélectionner des aptitudes données au moyen de tests physiologiques ou morphologiques précoces (Guy, 1964 et 1966) : nous nous sommes intéressés au stade de la germination.

Divers auteurs ont mis en évidence une corrélation inverse entre la résistance au froid de variétés de Luzerne et leur faculté germinative en présence d'une forte pression osmotique (Rodger, Williams et Davis, 1957 ; Dotzenko et Dean, 1959 ; Heinrichs, 1967 ; Dourat et Waldman, 1967). Des observations analogues ont été faites sur d'autres plantes comme le Blé (Bolsunov, 1927).

D'autre part, chez le Maïs, Parmar et Moore (1966) comparent deux variétés de vigueur différente et constatent que la plus vigoureuse germe mieux que l'autre en présence d'une forte pression osmotique qu'elle soit due au chlorure de sodium, au mannitol ou au polyéthylène-glycol.

Nous avons cherché au sein d'un lot de luzerne de Gabès les répercussions d'une sélection pour la germination en présence d'une forte pression osmotique sur les propriétés de la plante. Nous avons étudié la signification physiologique et les limites d'application de ce test.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — *Plantes utilisées*

Nous utilisons un lot de semences de luzerne : *M. sativa* L. cultivar *Gabès*, récolté en 1966 sur un terrain non salé situé dans le nord de la Tunisie. Nous le désignerons par GT dans la suite de l'exposé.

2. — *Méthode de mise en germination*

Des semences sont placées en boîtes de Petri (diamètre 10 cm) sur deux rondelles de papier-filtre humectées par 3,5 ml de solution. Les boîtes sont groupées dans des sacs de polyéthylène fermés, et placées à la température de 25°C et à l'obscurité dans une étuve saturée d'eau.

Les boîtes sont stérilisées, non les graines : nous observons peu d'infections dans les délais d'étude.

Cette technique a été utilisée pour la sélection et pour les tests de germination.

3. — *Milieux d'essais et de sélection*

Nous utilisons de l'eau distillée contenant du chlorure de sodium à la concentration désirée et du sulfate de calcium (1 mM/l), car nous avons noté que le calcium empêchait la nécrose des apex racinaires en présence de fortes concentrations de sel.

Nous avons écarté le mannitol et le polyéthylène glycol (PEG 1500) comme source de tension osmotique. En effet, si le mannitol exerce une action comparable à celle du chlorure de sodium (Uhvits, 1946 ; Parmar et Moore, 1966 et 1968), il est absorbé, métabolisé et présente une certaine toxicité (Trip, Krotkov et Nelson, 1964 ; Kozinka et Klenovska, 1965 ; Manohar, 1966 ; Michel, 1970). L'utilisation du PEG est controversée (Greenway, Hiller, Flowers, 1968 ; Michel, 1970). Nous avons pour notre part constaté que le PEG 1500 exerce un effet analogue au chlorure de sodium, mais manifeste une toxicité supérieure qui ne peut être expliquée seulement par le besoin qu'aurait la plantule d'absorber du sel pour équilibrer sa tension osmotique.

4. — *Principe de la sélection effectuée*

Si l'on représente la germination d'une population de graines en notant le nombre de radicules sorties en fonction du temps, on peut distinguer trois phases consécutives : une phase de latence durant laquelle il n'y a pas de germination, une phase d'extrusion massive pendant laquelle la majorité des radicules des graines qui doivent germer percent le tégument et enfin une phase résiduelle pendant laquelle les dernières radicules apparaissent (Evenari, 1957 ; Come, 1968 et 1970).

La présence de chlorure de sodium dans le milieu se traduit par (fig. 1) :

1° Un allongement de la phase de latence.

2° Une diminution de la pente de la courbe représentant la phase d'extrusion. Ceci reflète une augmentation de la dispersion des dates d'extrusion.

3° Un allongement de la durée de la phase d'extrusion résiduelle, qui exprime également cette dispersion.

4° L'inhibition complète de l'extrusion d'un certain nombre de radicules. Nous avons vérifié comme Uhvits (1946) que cette inhibition peut être levée par de l'eau distillée pendant un certain temps.

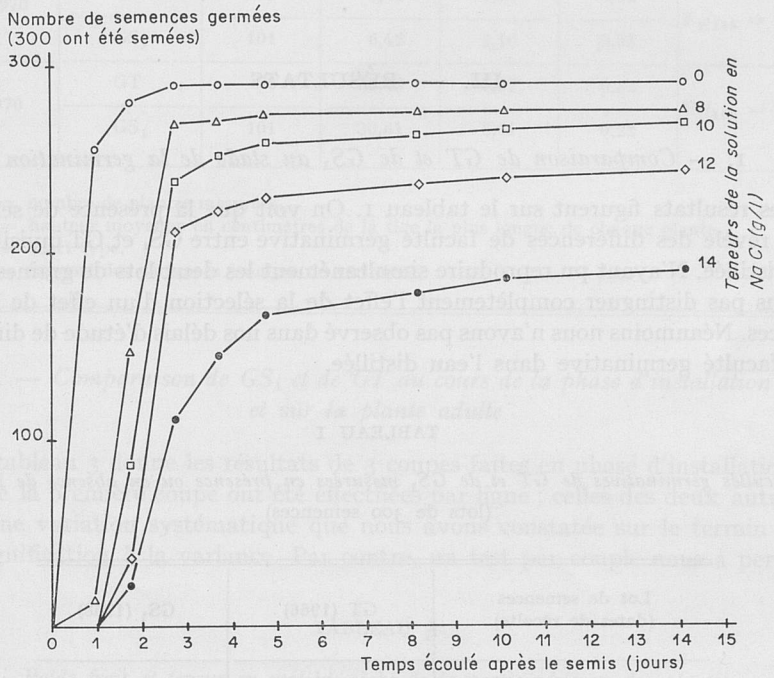


Fig. 1. — *Nombre de graines de luzerne GT germées à 25 °C en fonction du temps et de la concentration en chlorure de sodium du milieu de germination*

On peut donc dire que la faculté germinative et l'énergie germinative des graines du lot étudié sont plus faibles en présence de sel qu'en présence d'eau distillée.

La sélection a consisté à retenir à et repiquer les plantules ayant germé en 4 jours en présence de 12 g/l de chlorure de sodium (environ 60 p. 100 de la population initiale est ainsi retenue). Une multiplication effectuée en 1968 au laboratoire sur 40 de ces plantes a donné un lot de graines que nous appellerons GS_1.

5. — *Comparaison des populations*

a) *Comparaison des facultés germinatives en présence de sel.*

Nous avons utilisé la technique décrite au 2e paragraphe ci-dessus. Les facultés germinatives étaient déterminées sur des lots d'au moins 300 graines. Nous les avons exprimées en tenant compte

des graines dures (leur proportion ne dépasse pas 2 p. 100). Nous appelons germée toute graine dont la radicule est visible.

b) *Comparaison des plantes âgées d'un mois.*

Le 2 mars 1970 nous avons fait germer deux lots de graines de GT et de GS_1 dans des pots en carton remplis d'un mélange de terre et de sable. Les pots étaient disposés de façon à alterner systématiquement les plantules de chaque population. Nous avons mesuré la hauteur et le nombre de tiges de ces plantes.

c) *Comparaison des plantes adultes en phase d'installation et pendant la 2e année.*

Les plantes de chaque population ont été repiquées dans une parcelle en 12 lignes parallèles alternées équidistantes de 1 m. Chaque ligne comportait 13 plantes distantes de 1 m les unes des autres. Deux lignes et deux colonnes supplémentaires ont été plantées en bordure. La parcelle était irriguée à l'eau douce. Les rendements étaient mesurés sur des coupes effectuées à l'apparition des premières fleurs.

III. — RÉSULTATS

1. — *Comparaison de GT et de GS_1 au stade de la germination*

Les résultats figurent sur le tableau 1. On voit que la présence de sel dans le milieu révèle des différences de faculté germinative entre GS_1 et GT invisibles dans l'eau distillée. N'ayant pu reproduire simultanément les deux lots de graines nous ne pouvons pas distinguer complètement l'effet de la sélection d'un effet de l'âge des semences. Néanmoins nous n'avons pas observé dans nos délais d'étude de diminution de la faculté germinative dans l'eau distillée.

TABLEAU 1

Facultés germinatives de GT et de GS_1 mesurées en présence ou en absence de NaCl
(lots de 300 semences)

Lot de semences (dates de récolte)	GT (1966)		GS_1 (1968)	
Teneur en NaCl du milieu de germination (g/l)	0	12	0	12
Faculté germinative (%) mesurée le 15-01-1970	96	70	98	95
Faculté germinative (%) mesurée le 25-01-1971	95	55	98	87

2. — *Comparaison des plantes âgées d'un mois*

Le tableau 2 montre que la taille des plantes de GS_1 est (en moyenne) significativement supérieure à celle de GT. Le nombre de tiges par pied a été déterminé le 28 avril 1970 : il est en moyenne de 2,5 pour GT et de 4,4 pour GS_1. Une comparaison

sur 5 classes de nombre de tiges par pied (1, 2, 3, 4 et (5 et 6) tiges/pied) par le test de PEARSON donne $\chi^2 = 36,4$ (significatif à 1 p. 1 000).

TABLEAU 2

Taille des plantes des deux populations de luzerne : GT et GS_1
(semis le 2 mars 1970)

Date de la mesure	Population	n (1)	$\bar{x}$ (2)	s (3)	$\frac{s}{\bar{x}}$	F (4)
25-03-1970	GT	90	5,41	1,71	0,32	$F_{1/189} = 58,87^{***}$
	GS_1	101	6,42	2,10	0,33	
9-04-1970	GT	90	25,18	7,97	0,32	$F_{1/189} = 26,50^{***}$
	GS_1	101	30,61	6,61	0,22	

(1) n = nombre de plantes mesurées.
(2) $\bar{x}$ = hauteur moyenne en centimètres de la tige la plus longue de chaque plante.
(3) s = écart type.
(4) F = rapport des variances (analyse de variance).

3. — *Comparaison de GS_1 et de GT au cours de la phase d'installation et sur la plante adulte*

Le tableau 3 donne les résultats de 3 coupes faites en phase d'installation. Les pesées de la première coupe ont été effectuées par ligne ; celles des deux autres par pieds. Une variation systématique que nous avons constatée sur le terrain enlève toute signification à la variance. Par contre, un test par couple nous a permis de

TABLEAU 3

Poids frais et teneur en matière sèche de la partie aérienne des plantes de luzernes GT et GS_1 au cours de la phase d'installation

Population	Poids moyen de matière fraîche/pied (g)		Teneur en matière sèche (%)	
	GT	GS_1	GT	GS_1
Date des coupes :				
11-06-1970	37	59	21	20
07-07-1970	39	64	24	22
27-07-1970	48	76	25	27

comparer les deux populations : ainsi pour la coupe du 7 juillet 1970, on a calculé $t = 41$ (significatif à 1 p. 1 000) pour 77 degrés de liberté dans la distribution des différences des rendements entre pieds de chaque population.

Le tableau 4 donne les résultats d'une des coupes effectuées en 2e année. Le rendement de GS_1 est encore significativement supérieur à celui de GT.

TABLEAU 4

Poids frais par pied de GT et GS_1 sur la coupe de 2e année effectuée le 17-6-1971

Population	GT	GS_1
Poids frais moyen (g) d'un pied	260	318
Teneur en matière sèche (%)	27	27
Différence de poids frais moyenne entre les pieds de chaque population	58 g	
Test de Student pour 47 couples (1)	t (2) = 3,12**	

(1) Un certain nombre de plantes ont été accidentellement détruites.
(2) Avec 40 degrés de liberté, la probabilité de dépasser $t = 2{,}70$ est de 1 p. 100 dans l'hypothèse d'homogénéité.

IV. — DISCUSSION

Les résultats précédents montrent que la sélection opérée améliore :

a) La faculté germinative en présence de chlorure de sodium.

b) La vigueur de la plante : taille et nombre des tiges, rendement en plants isolés.

Ces améliorations sont accompagnées de modifications morphologiques. La population initiale (GT) observée en pieds distants de un mètre montre une importante hétérogénéité : nous y notons en particulier des types couchés à tige fine et à petites feuilles de couleur sombre et des types dressés à tiges fortes et à feuilles larges et de couleur claire.

La sélection a considérablement augmenté la fréquence de ce dernier type de luzerne, conforme à la description traditionnelle de *M. sativa* L. Nous avons constaté également que, après une coupe, GS_1 reprend plus rapidement que GT.

Un certain nombre de caractères ont donc été sélectionnés de façon concomitante au sein de la population. On sait déjà que, chez les populations septentrionales, la résistance au froid diminue lorsqu'augmente l'aptitude à germer en présence d'une forte concentration de sel. Cela nous amène à proposer l'interprétation suivante : l'aptitude à germer en présence d'une forte concentration de sel serait un caractère des populations de luzerne méridionales et une sélection sur ce caractère permettrait de regrouper certains caractères de ces populations.

Cette sélection améliore la vigueur de la population, telle qu'elle se manifeste sous le climat à hiver doux de Tunis. L'ensemble de nos observations concernant l'énergie germinative, la vitesse de repousse, le nombre de tiges, nous paraissent témoigner d'une activité méristématique plus importante chez les plantes sélectionnées. Ceci pourrait avoir un intérêt dans l'amélioration de la productivité, si l'augmentation du rendement des plantes isolées se maintient en parcelle dense, ou si les types extrêmes obtenus sont susceptibles de donner des associations productives avec d'autres types complémentaires.

Il pourrait être intéressant d'étudier d'autre part les répercussions de la sélection opérée sur la résistance au sel ou à la sécheresse des plantes adultes. Nos observations n'autorisent en effet aucune conclusion sur l'existence éventuelle de gènes de résistance à la salure.

V. — CONCLUSION

La technique décrite permet de regrouper au sein de la structure génétique polymorphe de la luzerne un ensemble de caractères méridionaux. Nous observons en particulier une amélioration de l'activité méristématique dont il reste à étudier les répercussions sur la productivité en parcelle dense, la résistance à la salure et à la sécheresse.

Reçu pour publication en juin 1972.

SUMMARY

POLYMORPHISM OF ALFALFA :
THE EFFECTS OF A SELECTION FOR GERMINATION WITH SODIUM CHLORIDE
ON *GABÈS* CULTIVAR

A screening test with sodium chloride (12 g/l) at the germination stage was effected on a population of *Gabès* alfalfa : a southern cultivar related to *Medicago sativa* L. The plants able to germinate had an improved vigor at any stage of development, *i. e.* : better germinative power of the seeds on sodium chloride solutions, better growth rate of the seedlings and higher yields of the plants grown one meter apart during the first and second years. The frequency of plants corresponding to the *M. sativa* L. pattern was increased.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bolsunov I., 1927. Selection of wheat seed by testing in salt solutions (en russe). *Zap. Kiiv. Silsk. Gosp. Inst.*, **2**, 33-41 (in *Exp. Stat. Record*, **63**, 124, 1930).

Blondon F., Chesneaux M.-T., Guy P., 1967. Action de photopériodes et thermopériodes sur le comportement de deux types de luzernes françaises *Medicago sativa* L. *C. R. Acad. Sci.*, sér. D, **264**, 596-598.

Blondon F., Guy P., 1969. Action de la température et de la durée d'éclairement sur la croissance. de deux types extrêmes de luzerne cultivée, *Medicago sativa* L. *C. R. Acad. Agriç. Fr.*, **55**, 1194-1200.

Côme D., 1968. Problèmes de terminologie posés par la germination et ses obstacles. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, **14**, 3-9.

Côme D., 1970. Phénomènes physiologiques en rapport avec la germination. *Bios*, **7**, 5-10.

COURANJOU J., 1965. Essai de classification physiologique des luzernes en fonction de leur adaptation et de leur comportement en différents milieux algériens. I et II *Fourrages*, **21**, 78-92. III. *Ibid.*, **23**, 127-142. IV. *Ibid.*, **24**, 132-153.

DOTZENKO A. D., DEAN J. G., 1959. Germination of six alfalta varieties at three levels of osmotic pressure. *Agron. J.*, **51**, 308-309.

DOURAT A., WALDMAN M., 1967. Rating of alfalfa varieties for cold resistance by germination in solution of different osmotic values. *Crop Sci.*, **7**, 1-2.

EVENARI M., 1957. Les problèmes physiologiques de la germination. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, **3**, 105-124.

GREENWAY H., HILLER G., FLOWERS T., 1968. Respiratory inhibition in chlorella produced by « purified » polyethylene glycol 1540. *Science*, **159**, 984-985.

GUY P., 1964. Compte rendu d'une expérience préliminaire sur la croissance et le développement des luzernes. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 383-417.

GUY P., 1964. État actuel de la sélection de la luzerne. *Fourrages*, **20**, 76-81.

GUY P., 1966. Variétés, sélection et avenir de la luzerne. *Coll. Inform. Sci. Luzerne.* Namur 28 janv. 1966, 27-36.

HEINRICHS D. H., 1967. Rate of germination of alfalfa varieties at four temperatures and relationship to winterhardiness. *Canad. J. Plant Sci.*, **47**, 301-304.

KOZINKA V., KLENOVSKA S., 1965. The uptake of mannitol by higher plants. *Biol. Plant.*, **7**, 285-292.

MANOHAR M. S., 1966. Studies into the effects of simulated drought conditions on the germinating seeds of two pea varieties. *J. Adv. Front. Pl. Sci.*, **17**, 133-142.

MICHEL D. E., 1970. Carbowax 6000 compared with Mannitol as a suppresant of cucumber hypocotyl elongation. *Plant. Physiol.*, **45**, 507-509.

PARMAR M. T., MOORE R. P., 1966. Effects of simulated drought by polyethylene glycol solutions on corn (*Zea mays* L.) germination and seedling developement. *Agron. J.*, **58**, 391-392.

PARMAR M. T., MOORE R. P., 1968. Carbowax 6000, mannitol and sodium chloride for simulating drought conditions in germination studies of corn (*Zea mays* L.) of strong and weak vigor. *Agron. J.*, **60**, 192-195.

RODGER J. B. A., WILLIAMS G. G., DAVIS R. L., 1957. A rapid method for determining winter hardiness in alfalfa. *Agron. J.*, **49**, 88-92.

TRIP P., KROTKOV G., NELSON C. D., 1964. Metabolism of mannitol in higher plants. *Amer. J. Bot.*, **51**, 828-835.

UHVITS R., 1946. Effect of osmotic pressure on water absorption and germination of alfalfa seeds. *Amer. J. Bot.*, **33**, 278-285.

VARADINOV S. G., 1967. Soil salinity tolerance in Sorghums (en russe). *Sbor. Tr. Aspir. Molod. nautsh. Sotrud.*, **8**, 117-124.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire;* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats,* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion* et *conclusion* ; f) *titre et résumé* en anglais ou destinéà être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.), l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals,* ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume, la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit: M. Mayer, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur-Gérant : M. L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 11-1972.

Dépôt légal : 4e trimestre 1972. N° d'impression : 1556

annales de l'amélioration des plantes

Trimestriel

1972

Vol. 22 . N° 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (3), 239-261.

STRUCTURE GÉNOTYPIQUE D'UN HYBRIDE AUTOTÉTRAPLOÏDE MULTIPLIÉ EN PANMIXIE

II. — Éléments de généralisation

P. GUY

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I. N. R. A., 86 - Lusignan

RÉSUMÉ

Le but de cet article est de généraliser les conclusions d'un article précédent. Les résultats sont valables quelles que soient les fréquences alléliques.

La ressemblance phénotypique entre deux unités génétiques peut relever de l'identité, de l'isoaction ou de l'isotypie. La structure génétique des individus et des populations autotétraploïdes est définie ici en termes d'identité, notion d'information, et en terme d'isoaction, notion biologique. Ceci a conduit à définir ψ, coefficient d'isoaction. Ces notions sont appliquées aux variétés synthétiques et aux hybrides.

Mots clés : *structure, autotétraploïde, hybride, consanguinité, isoaction, isotypie.*

INTRODUCTION

Les études de génétique quantitative des autotétraploïdes entreprises par Bouffette (1966), Busbice et Wilsie (1966), Gallais (1971) Gillois (1966), Guy (1970) ont permis d'importants progrès sur la base des modèles de Kempthorne (1957) et de Demarly (1963). Pourtant, ces modèles ont atteint des limites qu'il paraît difficile de franchir sans les changer complètement pour mieux représenter la réalité

Cet article est le quatrième d'une série qui recouvre en partie le travail d'une thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences naturelles, enregistré au C. N. R. S. sous le numéro A. O. 3505 et devant être soutenue à la faculté d'Orsay.

biologique. DEMARLY (1971), reprenant et précisant les notions de linkat et de balance interne, propose des voies de recherche vers une génétique quantitative globale.

Habituellement, nous raisonnons au niveau des loci, considérés comme des unités de fonction simple et nous distinguons des effets d'additivité, de dominance et d'épistasie. Il n'existe pas, à notre connaissance, de modèle suffisamment élaboré pour rendre compte du phénomène biologique, en ce qui concerne l'épistasie. Il est vraisemblable que, sous l'effet de la sélection naturelle, les phénomènes de dominance ont gagné en importance parallèlement aux degrés d'allogamie et de ploïdie qui multiplient les situations possibles. Au contraire, les phénomènes d'épistasie se sont trouvés privilégiés chez les autogames. GILLOIS (1966) fut l'un des premiers à proposer un langage génétique logique : il a eu le mérite de distinguer les gènes isoactifs et les gènes identiques. La notion d'identité découle directement du f de MALÉCOT (1948). Connaissant l'histoire d'une population, nous pouvons toujours calculer ces termes ; mais, premier écueil souligné par JACQUARD (1970), nous ne connaissons qu'une partie de cette histoire ; les coefficients (de consanguinité, d'identité) calculés correspondent à la partie connue des liens parentaux, et sont fonction de l'état d'information les concernant. Ils sont donc, sauf mutation, sous-estimés. De plus, au même locus, plusieurs allèles non-identiques peuvent avoir phénotypiquement la même action ; la fréquence d'un allèle recouvre en fait la fréquence d'une classe d'isoaction (GILLOIS, 1966). Ces classes d'isoaction sont accessibles, mesurables expérimentalement pour des caractères simples, oligo-factoriels. Pour un caractère quantitatif, ce n'est guère possible ; pourtant, biologiquement, la notion d'isoaction est plus féconde que celle d'identité.

Nous pouvons reprocher à ces notions de réduire l'unité génétique de fonction, de transmission, à la fonction simple d'un gène. Pourtant, l'unité habituelle est peut-être le linkat « regroupement de loci dont l'association fonctionnelle a une importance sélective ». Ce sont des ensembles protégés par des zones dans lesquelles la probabilité de crossing-over est plus grande (DEMARLY, 1971). Le faible taux de recombinaison et la valeur sélective peuvent assurer la persistance d'un linkat au cours des générations. A la limite, il est concevable d'étendre la notion d'identité et d'isoaction du locus au linkat et de leur appliquer les mêmes modèles mathématiques. GILLOIS (1964) a généralisé la notion de situation d'identité restreinte en parlant de situation d'identité chromosomique fixe. Nous pouvons maintenant généraliser l'isoaction de deux gènes homologues à l'isoaction de deux linkats homologues, c'est-à-dire correspondant au même fragment de chromosome.

Enfin, dernière généralisation suggérée par les progrès de la génétique fondamentale et de la cytologie, il nous faut envisager le cas de deux gènes, de deux linkats ayant même action et pouvant être localisés indifféremment sur le même chromosome ou sur deux chromosomes différents : nous dirons qu'ils sont isotypiques [1] ; la ressemblance est phénotypique. Ainsi définie, l'isotypie, généralisation la plus large possible de la notion d'identité d'effet, recouvre certaines situations de polygénie vraie, de duplication, de polyploïdie segmentaire.

L'isoaction, l'isotypie, la dominance complète n'ont de sens qu'à un niveau phénotypique donné ; cette notion est relative.

[1] Ce terme nous a été proposé par Y. DEMARLY.

Les phénomènes d'isotypie pour des caractères simples sont bien connus :

déficience chlorophyllienne (orge),
stérilité mâle (tomate),
nanisme (sorgho).

Pour un phénotype donné, ces gènes peuvent être nombreux : PHILOUZE (1969) ne signale pas moins de 42 gènes de la série ms (mâle-stérile), « considérés, jusqu'à preuve du contraire, comme des mutations survenues à des loci différents ».

L'origine de ces isotypies est variée :

— modification de processus biologiques différents et indépendants aboutissant au même phénotype : déficience chlorophyllienne,...

— allopolyploïdie entraînant la présence simultanée de la fonction dans chacun des génomes : coloration du grain de blé (PAQUET, 1956),

— duplication génique : OHNO (1970) a longuement discuté cette situation et cité une hétérosis possible par la fixation à l'état homozygote de deux formes allèles dans le génome (KOEHN et RASMMUSSEN, 1967) ; il cite également la formation de gènes isozymes intervenant à différentes phases du développement ontogéniques (MARKERT, 1964). Ces constatations, ainsi que la mise en évidence d'appariements chromosomiques segmentaires chez des individus haploïdes, prouvent que la redondance des gènes est réelle, fréquente. Son rôle et son degré d'activité sont beaucoup moins connus. L'actuelle méconnaissance du phénomène biologique, l'absence de modèle mathématique approprié, nous a conduit dans l'étude qui suit à ne pas considérer l'isotypie entre fragments de chromosomes différents. Au cours de la première partie (1970), nous avons considéré une population originelle où toutes les fréquences alléliques sont faibles et nous avons établi l'expression théorique de la structure et d'un certain nombre de paramètres. Nous avons voulu, ici, généraliser certains de ces éléments pour une population quelconque, dépasser les situations d'identité restreinte en utilisant les notions d'isoaction et de linkats.

Nous envisagerons successivement :

I. Étude qualitative d'un croisement quelconque entre deux plantes autotétraploïdes apparentées ou non.
II. Définitions.
III. Étude quantitative d'un croisement entre deux plantes autotétraploïdes non apparentées.
IV. Croisement entre plantes non apparentées, obtenues par autofécondation.
V. Application aux variétés synthétiques.

I. — ÉTUDE QUALITATIVE D'UN CROISEMENT QUELCONQUE ENTRE DEUX PLANTES AUTOTÉTRAPLOÏDES APPARENTÉES OU NON

A. — *Au niveau d'un locus et d'un linkat fixe*

Dans la première partie de notre étude (GUY, 1970), (en absence de relation d'isoaction entre les allèles des deux plantes-mères) nous avions trouvé 15 types de croisements (GUY, 1970). Dans le cas le plus général, où des allèles peuvent être en

commun, il existe pour un autotétraploïde, 64 types de croisements élémentaires (tabl. I).

En absence de sélection et de mutation, nous pouvons pour chacun de ces croisements calculer P, le pourcentage de loci homogènes dans la population gamétique (homologue de la fraction homogène des gamètes) et $\bar{f}$ le nombre moyen d'allèles par locus et par plante — (GUY, 1968) — tant au niveau de la F_1 ou H_1 qu'à celui de l'hybride multiplié, en équilibre panmictique.

TABLEAU I

Fraction homogène des gamètes P_{H_1} et P_{He} et nombre moyen d'allèles par locus et par plante $\bar{f}\ p_l\ H_1$ et $\bar{f}\ p_l\ H_e$ en première génération H_1 et à l'équilibre panmictique H_e

Type de croisement		♀ du croisement	P_{H_1}	P_{He}	$\bar{f}\ p_l H_1$	$\bar{f}\ p_l H_e$
Génotype parental	Génotype parental					
aaaa	*bbbb*	0	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{2}$	2	1,88
	aaaa	1	1	1	1	1
aaaa	*bbbc*	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{13}{32}$	2,5	2,20
	bbba	$\frac{1}{4}$	$\frac{5}{12}$	$\frac{17}{32}$	2	1,83
	aaab	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{25}{32}$	1,5	1,41
aaaa	*bbcc*	0	$\frac{2}{9}$	$\frac{12}{32}$	2,67	2,31
	aacc	$\frac{1}{2}$	$\frac{5}{9}$	$\frac{20}{32}$	1,83	1,68
aaaa	*bbcd*	0	$\frac{7}{36}$	$\frac{11}{32}$	2,83	2,45
	aacd	$\frac{1}{2}$	$\frac{19}{36}$	$\frac{19}{32}$	2,00	1,80
	bbad	$\frac{1}{4}$	$\frac{13}{36}$	$\frac{15}{32}$	2,33	2,08
aaaa	*bcde*	0	$\frac{1}{6}$	$\frac{10}{32}$	3,00	2,60
	acde	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{14}{32}$	2,50	2,22

TABLEAU I (*suite* I)

		ψ	P_{F_1}	P_{Fe}	$\bar{f}\ p_l F_{H_1}$	$\bar{f}\ p_l P_{He}$
aaab	*cccd*	0	$\frac{1}{6}$	$\frac{10}{32}$	3,00	2,52
	aaad	$\frac{9}{16}$	$\frac{13}{24}$	$\frac{19}{32}$	2,00	1,80
	ccca	$\frac{3}{16}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{13}{32}$	2,50	2,20
	cccb	$\frac{1}{16}$	$\frac{5}{24}$	$\frac{11}{32}$	2,50	2,38
	aaab	$\frac{10}{16}$	$\frac{7}{12}$	$\frac{20}{32}$	1,75	1,68
	bbba	$\frac{6}{16}$	$\frac{5}{12}$	$\frac{16}{32}$	2,00	1,88
aaab	*ccdd*	0	$\frac{5}{36}$	$\frac{9}{32}$	3,17	2,63
	aadd	$\frac{6}{16}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{15}{32}$	2,33	2,08
	ccbb	$\frac{2}{16}$	$\frac{2}{9}$	$\frac{11}{32}$	2,75	2,38
	aabb	$\frac{1}{2}$	$\frac{17}{36}$	$\frac{17}{32}$	1,92	1,86

TABLEAU I (*suite 2*)

		ψ	P_{H1}	P_{He}	$\bar{f}\ p_l F_1$	$\bar{f}\ p_l F_e$
aaab	*ccde*	0	$\frac{1}{9}$	$\frac{8}{32}$	3,33	2,77
	aade	$\frac{3}{8}$	$\frac{13}{36}$	$\frac{14}{32}$	2,50	2,22
	ccae	$\frac{3}{16}$	$\frac{17}{36}$	$\frac{11}{32}$	2,83	2,45
	bbde	$\frac{1}{8}$	$\frac{7}{36}$	$\frac{10}{32}$	2,92	2,52
	ccbe	$\frac{1}{16}$	$\frac{11}{72}$	$\frac{9}{32}$	3,08	2,63
	aabe	$\frac{7}{16}$	$\frac{29}{72}$	$\frac{15}{32}$	2,50	2,08
	ccab	$\frac{1}{4}$	$\frac{10}{36}$	$\frac{12}{32}$	2,58	2,33
	bbae	$\frac{5}{16}$	$\frac{23}{72}$	$\frac{13}{32}$	2,42	2,20
aaab	*cdef*	0	$\frac{1}{12}$	$\frac{7}{32}$	3,50	2,92
	adef	$\frac{3}{16}$	$\frac{5}{24}$	$\frac{10}{32}$	3,00	2,60
	bdef	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	3,25	2,77
	abef	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{11}{32}$	2,75	2,45

TABLEAU I (*suite* 3)

		ψ	P_{H1}	P_{He}	$\bar{f}\ p_l F_1$	$\bar{f}\ p_l F_e$
aabb	*ccdd*	0	$\frac{1}{9}$	$\frac{1}{4}$	3,33	2,74
	aadd	$\frac{1}{4}$	$\frac{5}{18}$	$\frac{3}{8}$	2,64	2,33
	aabb	$\frac{1}{2}$	$\frac{4}{9}$	$\frac{1}{2}$	1,94	1,88
aabb	*ccde*	0	$\frac{1}{12}$	$\frac{7}{32}$	3,50	2,88
	aade	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{11}{32}$	2,81	2,45
	ccae	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{6}$	$\frac{9}{32}$	3,08	2,63
	aabe	$\frac{3}{8}$	$\frac{23}{72}$	$\frac{13}{32}$	2,39	2,20
	ccab	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{11}{32}$	2,67	2,38
aabb	*cdef*	0	$\frac{2}{9}$	$\frac{3}{16}$	3,67	3,03
	adcf	$\frac{1}{8}$	$\frac{5}{36}$	$\frac{1}{4}$	3,25	2,77
	abef	$\frac{1}{4}$	$\frac{2}{9}$	$\frac{5}{16}$	2,83	2,52

TABLEAU I (*suite* 4)

		ψ	P_{H1}	P_{He}	$\bar{f}\ p_1F_1$	$\bar{f}\ p_1F_e$
aabc	*ddef*	0	$\frac{1}{18}$	$\frac{3}{16}$	3,67	3,02
	aaef	$\frac{1}{4}$	$\frac{2}{9}$	$\frac{5}{16}$	2,97	2,60
	ddaf	$\frac{1}{8}$	$\frac{5}{36}$	$\frac{1}{4}$	3,25	2,77
	ddbf	$\frac{1}{16}$	$\frac{7}{36}$	$\frac{7}{32}$	3,42	2,88
	aabf	$\frac{5}{16}$	$\frac{19}{72}$	$\frac{11}{32}$	2,72	2,45
	ddbc	$\frac{1}{8}$	$\frac{5}{36}$	$\frac{1}{4}$	3,17	2,74
	ddac	$\frac{3}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{9}{32}$	3,00	2,63
	bbaf	$\frac{1}{4}$	$\frac{2}{9}$	$\frac{5}{16}$	2,86	2,52

TABLEAU I (*fin*)

		ψ	P_{H_1}	P_{He}	$\bar{f}\ p_l F_1$	$\bar{f}\ p_l F_e$
aabc	*efgh*	0	$\frac{1}{36}$	$\frac{5}{32}$	3,83	3,17
	afgh	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{9}$	$\frac{7}{32}$	3,58	2,92
	bfgh	$\frac{1}{16}$	$\frac{7}{72}$	$\frac{3}{16}$	3,50	3,02
	abgh	$\frac{3}{16}$	$\frac{11}{72}$	$\frac{1}{4}$	3,11	2,77
	bcgh	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{9}$	$\frac{7}{32}$	3,33	2,88
	abch	$\frac{1}{4}$	$\frac{7}{36}$	$\frac{9}{32}$	2,92	2,63
abcd	*efgh*	0	0	$\frac{1}{8}$	4,00	3,32
	afgh	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{24}$	$\frac{5}{32}$	3,75	3,17
	abgh	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{12}$	$\frac{3}{16}$	3,47	3,02
	abch	$\frac{3}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{7}{32}$	3,25	2,88
	abcd	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{6}$	$\frac{1}{4}$	3,00	2,74

Pour la F_1, ou H_1 ces données s'obtiennent en formant, le tableau de disjonction gamétique. Pour l'équilibre panmictique si $p_1, p_2, \ldots p_s$ sont les fréquences des s allèles du locus, ou des s formes de linkat, nous aurons :

$$\begin{cases} P_e = p_1^2 + p_2^2 + \cdots + p_s^2 \\ \bar{f} \text{ plante } F_e = s - (1\text{-}p_1)^4 - \cdots - (1 - p_s)^4 \end{cases}$$

par analogie aux expressions de GUY (1968).

Ces résultats sont portés tableau 1.

Nous constatons que dans tous les cas (à l'exclusion du croisement à l'intérieur d'une lignée pure), il y a diminution du nombre moyen d'allèles par locus et augmentation du pourcentage de loci homogènes dans la population gamétique, au cours des générations de multiplication panmictique.

Tant que le linkat est transmis sans recombinaison, tous les résultats valables au niveau d'un locus lui sont applicables. Si au contraire, le linkat n'a, pendant la durée d'étude de la population, ni longueur, ni structure fixe (DEMARLY, 1971), la recombinaison pourra apparaître comme une double mutation sur laquelle la pression de sélection va s'exercer. La variabilité de la population pourra augmenter et les conclusions précédentes pourront être infirmées au moins pendant un certain nombre de générations.

B. — *Au niveau du génome*

Nous pouvons pour un croisement absolument quelconque, faire une partition de tous les loci en 64 sous-ensembles disjoints correspondant aux 64 types de croisements. Étant donné les propriétés établies pour chaque locus, de même pour chaque sous-ensemble, nous en déduisons qu'au niveau du génome, pour un croisement absolument quelconque, il y a, au cours des générations de multiplication panmictique, diminution de la richesse allélique moyenne par plante et augmentation de la fraction homogène des gamètes.

Nous pouvons donc penser que, biologiquement, il y aura toujours baisse de vigueur au cours des générations de multiplication panmictique, quel que soit le croisement.

II. — DÉFINITIONS

Les résultats précédents sont absolument généraux, sans aucune hypothèse restrictive. Ils restent malgré tout qualitatifs. La quantification du phénomène nous amène à rappeler et à poser quelques définitions :

Tout d'abord, pour que les paramètres que nous définirons pour la population aient un sens, il faut que la population soit de taille suffisante.

Considérons une population autotétraploïde illimitée, quelconque.

a) Nous appellerons coefficient d'isoaction, ψ, d'une population la probabilité que deux allèles homologues pris au hasard, l'un chez un individu I, l'autre chez J soient isoactifs, I et J étant tirés au sort parmi les individus de la population. Plus généralement ψ sera défini comme la probabilité que deux linkats homologues pris au hasard, l'un chez un individu I et l'autre chez J, soient isoactifs.

— ψ relève soit de l'identité ignorée, soit d'une ressemblance phénotypique ;

— $\frac{1}{\psi}$ peut être considéré comme le « nombre apparent de fonctions » (GUY et GENIER, 1967).

b) D'après MALÉCOT (1948), KEMPTHORNE (1957) et JACQUARD (1968), nous appellerons *coefficient d'inbreeding d'une population, F* (1), la probabilité pour qu'à un locus d'un gamète pris au hasard dans la population gamétique, les deux allèles homologues soient identiques, c'est-à-dire dérivent de façon connue d'un même ancêtre commun A. Pour les linkats, nous parlerons de coefficient de consanguinité chromosomique. Dans la suite de cette étude, F sera défini par rapport à la population panmictique.

c) Nous appellerons P, (1) (DEMARLY, 1963, GUY et GENIER, 1967), la probabilité pour qu'en un point chromosomique donné d'un gamète pris au hasard dans la population gamétique produite, deux unités homologues (gènes ou linkats) soient isoactives.

Notons que F et P sont analogues à la fraction homogène des gamètes, mais que F caractérise une homogénéité pour l'identité, tandis que P représente une homogénéité pour l'isoaction, ce qui est plus large.

ψ, F et P sont définis comme des coefficients moyens (MALÉCOT, 1961). Cette moyenne est établie sur l'ensemble des loci du génome et sur l'ensemble des individus de la population. Pour chacun des k loci du génome de la population, nous pouvons définir un ψ_i caractéristique de la structure allélique du locus (GALLAIS, 1967 ; JACQUARD, 1968) tel que :

$$\psi = \frac{\sum_{1}^{k} \psi_i}{k}$$

Considérons un individu issu sans sélection, après une histoire connue, quelconque, d'une population panmictique, illimitée.

La population gamétique de cet individu, est caractérisée par P, probabilité que deux allèles homologues soient isoactifs.

Ils peuvent être isoactifs pour deux raisons exclusives (fig. 1) :

1° par identité F,

2° par isoaction et indépendance $(1 - F)\psi$.

Nous aboutissons à la relation fondamentale :

$$P = F + (1 - F)\psi$$

soit

$$\boxed{1 - P = (1 - F)(1 - \psi)}$$

$1 - P$, caractérise un état génotypique ;

$1 - F$, caractérise un degré de consanguinité, c'est-à-dire une transformation, l'histoire génétique connue d'un individu, d'une population ;

$1 - \psi$, caractérise une richesse, une diversité allélique.

(1) Dans le cas le plus général, α quelconque, F, et P, sont respectivement définis comme la probabilité d'obtenir par tirage au hasard, deux allèles identiques et deux allèles isoactifs.

Nous pourrions partir directement de la population réelle, non panmictique, caractérisée par F_0 et ψ. Il semble préférable que cette population soit dans un état tel que F_0 soit statistiquement le même pour toutes les plantes.

En fait, le coefficient de consanguinité devient insuffisant ; il serait généralement nécessaire d'introduire des notions de situations d'identité chromosomique pour étudier les populations consanguines (GILLOIS, 1966).

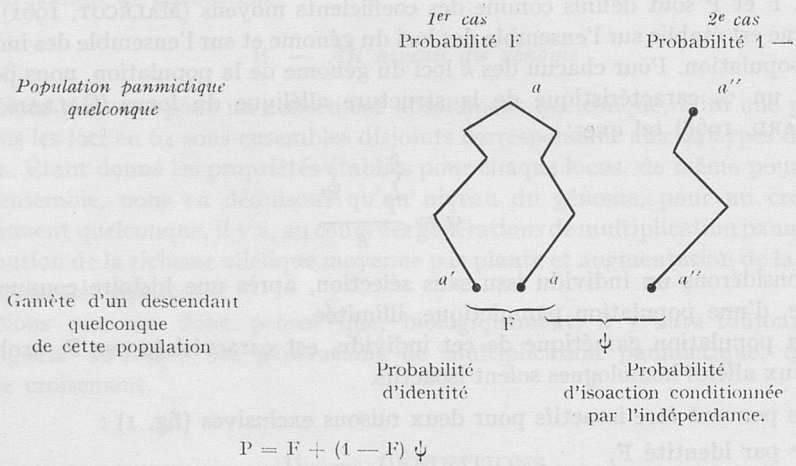
En résumé, toute population autotétraploïde, illimitée, en absence de sélection et de mutation, est caractérisée par sa richesse allélique qui permet de définir ψ.

Chaque plante de cette population est caractérisée par son degré de consanguinité par rapport à l'état panmictique, qui permet de définir F.

Ces deux éléments, richesse allélique et degré de consanguinité, se traduisent par un état génotypique de la plante qui permet de définir P.

Nous avons obtenu la relation fondamentale suivante entre ces 3 paramètres.

$$1 - P = (1 - \psi)(1 - F)$$



$$P = F + (1 - F)\,\psi$$

FIG. 1. — *Les modèles de filiation mendélienne aboutissant à l'isoaction*

III. — ÉTUDE QUANTITATIVE D'UN CROISEMENT ENTRE DEUX PLANTES AUTOTÉTRAPLOÏDES NON APPARENTÉES

A partir d'une population panmictique, illimitée, quelconque, dont la structure allélique est caractérisée par ψ, considérons deux plantes l et l' issues de deux ensembles disjoints de plantes. Les plantes l et l', caractérisées par F, P et F', P' sont donc non apparentées. Pour simplifier les calculs ultérieurs, nous supposerons $\alpha = 0$.

Considérons (fig. 2), le croisement entre ces deux plantes l et l'.

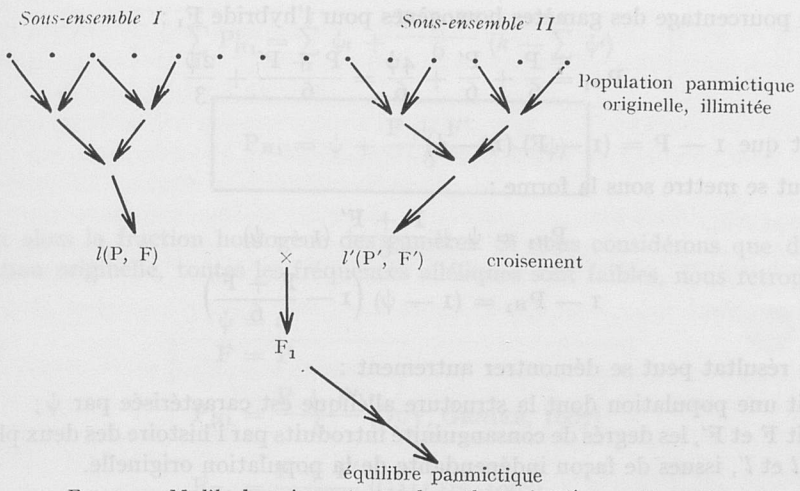
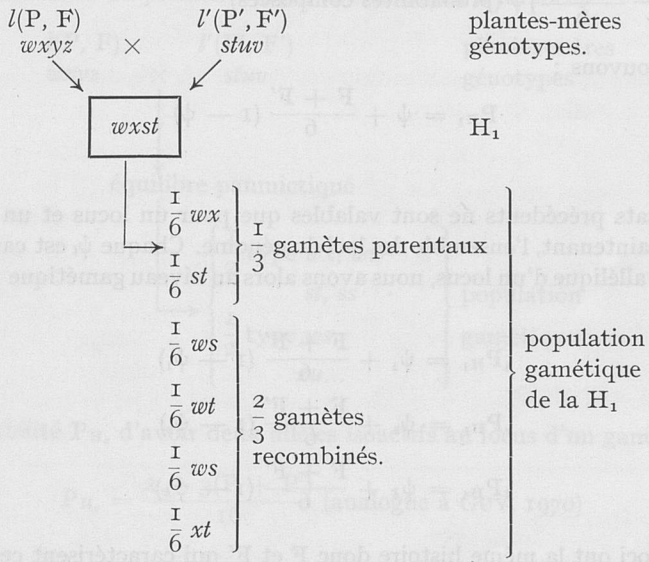


FIG. 2. — *Modèle de croisement entre deux plantes* l *et* l' *non apparentées*

A. — *Première génération ou* H_1

Considérons dans un premier temps, le croisement à un locus.



Cherchons P, la probabilité pour qu'à un locus d'un gamète issu de l'hybride F_1, les deux allèles homologues soient isoactifs.

w et *x* sont isoactifs avec la probabilité P ;
s et *t* sont isoactifs avec la probabilité P' ;
w et *s*, *w* et *t*, *x* et *s*, *x* et *t* sont isoactifs avec la probabilité ψ.

d'où le pourcentage des gamètes homogènes pour l'hybride F_1 :

$$P_{H_1} = \frac{P}{6} + \frac{P'}{6} + \frac{4\psi}{6} = \frac{P + P'}{6} + \frac{2\psi}{3}$$

sachant que $1 - P = (1 - F)(1 - \psi)$

P_{H_1} peut se mettre sous la forme :

$$P_{H_1} = \psi + \frac{F + F'}{6}(1 - \psi)$$

ou

$$1 - P_{H_1} = (1 - \psi)\left(1 - \frac{F + F'}{6}\right)$$

Ce résultat peut se démontrer autrement :

soit une population dont la structure allélique est caractérisée par ψ ;

soit F et F', les degrés de consanguinité introduits par l'histoire des deux plantes-mères, l et l', issues de façon indépendante de la population originelle.

P_{H_1} = Probabilité d'avoir deux allèles identiques.

+ Probabilité d'avoir deux allèles non identiques, isoactifs.

$= \frac{F + F'}{6} \times 1$ (analogue à Guy, Genier, 1967)

$+ \left(1 - \frac{F + F'}{6}\right)\psi$ (probabilités composées)

Nous retrouvons :

$$P_{H_1} = \psi + \frac{F + F'}{6}(1 - \psi)$$

Généralisation.

Les résultats précédents ne sont valables que pour un locus et un linkat fixe. Considérons maintenant, l'ensemble des loci du génome. Chaque ψ_i est caractéristique de la structure allélique d'un locus, nous avons alors au niveau gamétique pour chacun des k loci.

$$_1P_{H_1} = \psi_1 + \frac{F + F'}{6}(1 - \psi_1)$$

$$_2P_{H_1} = \psi_2 + \frac{F + F'}{6}(1 - \psi_2)$$

$$_kP_{H_1} = \psi_k + \frac{F + F'}{6}(1 - \psi_k)$$

Tous les loci ont la même histoire donc F et F' qui caractérisent cette histoire, sont les mêmes pour tous les loci.

Cherchons $\overline{P_{H_1}}$, la fraction homogène des gamètes, c'est-à-dire la fraction du génome gamétique où les loci homologues sont isoactifs.

$$\overline{P_{H_1}} = \frac{\sum_1^k P_{H_1}^i}{k}$$

$$\sum_1^k P_{H_1}^i = \sum_1^k \psi_i + \frac{F + F'}{6}\left(k - \sum_1^k \psi^i\right)$$

$$\boxed{P_{H_1} = \psi + \frac{F + F'}{6}(1 - \psi)}$$

P_{H_1} est alors la fraction homogène des gamètes. Si nous considérons que dans la population originelle, toutes les fréquences alléliques sont faibles, nous retrouvons :

$$\psi = 0$$

$$F = P$$

$$P_{H_1} = \frac{P + P'}{6} \text{ (Guy, Genier, 1967)}$$

$$F_{H_1} = \frac{F + F'}{6} \text{ (Gallais, 1968)}$$

B. — *Équilibre panmictique après multiplication*

Considérons dans un premier temps, le croisement à un locus.

$l(P, F)$ $\times$ $l'(P', F')$ plantes-mères

wxyz $\times$ *stuv* génotypes

$\downarrow$

équilibre panmictique

$\downarrow$

$\left\{\begin{array}{l} \frac{1}{2} \text{ type } wx, ww \cdots \\ \qquad\qquad st, ss \cdots \\ \frac{1}{2} \text{ type } ws, \\ \qquad\qquad xu \ldots \end{array}\right\}$ population gamétique

La probabilité P_{H_e} d'avoir deux allèles isoactifs au locus d'un gamète est :

$$P_{H_e} = \frac{2 + 3(P + P')}{16} \text{ (analogue à Guy, 1970)}$$

$$+ \psi \times \frac{1}{2}$$

d'où

$$P_{H_e} = \frac{2 + 3(P + P')}{16} + \frac{\psi}{2}$$

sachant que $1 - P = (1 - F)(1 - \psi)$

$$P_{H_e} = \psi + (1 - \psi)\frac{2 + 3(F + F')}{16}$$

$$1 - P_{H_e} = (1 - \psi)\left(1 - \frac{2 + 3(F + F')}{16}\right)$$

$$= (1 - \psi)\frac{14 - 3(F + F')}{16}$$

Généralisation.

Nous pouvons généraliser à k loci d'un génome, caractérisés par $\psi_1, \psi_2, \ldots \psi_k$.

Nous obtenons :

$$P_{H_e} = \bar{\psi} + (1 - \bar{\psi})\frac{2 + 3(F + F')}{16}$$

Notons que nous retrouvons :

$$F_{H_e} = \frac{2 + 3(F + F')}{16}$$

que nous avons encore :

$$1 - P_{H_e} = (1 - F_{H_e})(1 - \bar{\psi})$$

Ces résultats sont une généralisation des études antérieures de Gallais (1968), Guy et Genier (1967), Guy (1970).

C. — *Évolution au cours des générations de multiplication en panmixie*

$$P_{H_n} - P_{H_e} = \left(\frac{1}{3}\right)^{n-1}(P_{H_1} - P_{H_e})$$ Demarly (1963), Guy (1970)

$$P_{H_n} - \bar{\psi} - (1 - \bar{\psi})\frac{2 + 3(F + F')}{16} = -\left(\frac{1}{3}\right)^{n-1}\frac{6 + F + F'}{48}(1 - \bar{\psi})$$

n étant la $n^{\text{ième}}$ génération.

soit :

$$P_{H_n} = \bar{\psi} + \frac{1 - \bar{\psi}}{16}\left[2 + 3(F + F') - \frac{6 + F + F'}{3^n}\right]$$

$\bar{\psi}$ est en fait égale à P_0, fraction homogène, isoactive, des gamètes de la population panmictique, originelle, illimitée.

Nous pouvons comparer entre eux, les différents éléments de cette étude et nous constatons que :

$$P_0 = \bar{\psi} \leqslant P_{H_1} \leqslant P_{H_n} \leqslant P_{H_e}$$

Les conclusions permises à partir de cette comparaison ne changent pas fondamentalement par rapport à celles obtenues à partir d'une hypothèse plus restrictive : fréquences alléliques toutes faibles.

L'homogénéité des gamètes pour l'isoaction, comme pour l'identité augmente au cours des générations de multiplication panmictique d'un hybride ; nous devons observer corrélativement une diminution de vigueur.

La population panmictique, illimitée, originelle peut être « naturelle », comme par exemple la population de *Trifolium pratense* « Flamand » ou la population de *Medicago sativa* « Provence » et dans ce cas, les résultats de BUSBICE et WILSIE (1966) nous incitent à penser que $\bar{\psi}$ est faible et que les études antérieures sont valables.

Par contre, cette population panmictique, illimitée, originelle peut résulter d'un isolement géographique ou d'une sélection artificielle. La richesse allélique peut être fortement réduite, $\bar{\psi}$ devient alors un terme prépondérant par rapport au coefficient de consanguinité, d'identité, F.

Quatre paramètres sont nécessaires et suffisants pour définir en isoaction ou en identité la structure d'une population autotétraploïde (tabl. 2) (GALLAIS, 1967 ; GUY et GENIER, 1967).

TABLEAU 2

Rappel des situations d'identité et des états génotypiques possibles

État génotypique	Probabilité	Situation d'identité	Probabilité
aaaa	y_1	$i \equiv j \equiv k \equiv l$	P_0
aaab	y_2	$i \equiv j \equiv k \ , \ l$	P_1
aabb	y_3	$i \equiv j \ , \ k \equiv l$	P_2
aabc	y_4	$i \equiv j \ , \ k \ , \ l$	P_3
abcd	y_5	$i \ , \ j \ , \ k \ , \ l$	P_4

Le coefficient d'isoaction ψ ne peut-être qu'un paramètre global comme le coefficient de consanguinité. Il faut envisager de généraliser ces résultats. Nous préciserons simplement ici le passage des situations d'identité aux situations d'isoaction. GALLAIS (1967) a présenté le principe de calcul que nous rappelons (1) :

$$A_iA_iA_iA_i = \sum_i (P_0p_i + P_1p_i^2 + P_2p_i^2 + P_3p_i^3 + P_4p_i^4)$$

$$A_iA_iA_iA_j = \sum_{ij} (P_1p_ip_j + P_3p_i^2p_j + P_4p_i^3p_j)$$

$$A_iA_iA_jA_j = \sum_{ij} (P_2p_ip_j + P_3p_i^2p_j + P_4p_i^2p_j^2)$$

$$A_iA_iA_jA_k = \sum_{ijk} (P_3p_ip_jp_k + P_4p_i^2p_jp_k)$$

$$A_iA_jA_kA_l = \sum_{ijkl} (P_4p_ip_jp_kp_l)$$

(1) En accord, avec l'auteur, nous rétablissons ici les formules exactes. Le texte original comprend quelques erreurs d'impression.

$\sum_i p_i = 1$

$\sum_i p_i^2 = \psi$ = la fraction homogène des gamètes dans la population originelle, panmictique, illimitée.

$\sum_i p^4 = {}_4\psi$ = la probabilité que 4 allèles homologues pris au hasard soient isoactifs = la probabilité qu'un locus soit homozygote dans la population originelle, panmictique, illimitée.

$\sum_{ij} p_i p_j = 1$ et $\sum_{ij} p_i p_j$ (pour $i \neq j$) $= \sum_{ij} p_i p_j - \sum_i p_i^2 = 1 - \psi$

$\sum_{ij} p_i^2 p_j = \psi$ mais $\sum_{ij} p_i^2 p_j$ (pour $i \neq j$) $= \sum_{ij} p_i^2 p_j - \sum_i p_i^3 = \psi - {}_3\psi$

$\sum_i p_i^3 = {}_3\psi$ = la probabilité que 3 allèles homologues pris au hasard soient isoactifs.

$\sum_{ij} p_i^2 p_j^2 = \sum_{ij} p_i^2 p_j^2$ (pour $i \neq j$) $- \sum_i p_i^4 = {}_{22}\psi - {}_4\psi$

$\sum_{ij} p_i^2 p_j^2$ (pour $i \neq j$) = la probabilité qu'un locus soit digénique, dans la population originelle panmictique, illimitée.

de même $\sum_{ijk} p_i p_j p_k$ (pour i, j, k différents) $= 1 - 3\psi + 2_3\psi$

$\sum_{ijk} p_i^2 p_j p_k$ (pour i, j, k différents) $= \psi - 2_3\psi + {}_4\psi - {}_{22}\psi$

$\sum_{ij} p_i^3 p_j$ (pour $i \neq j$) $= {}_3\psi - {}_4\psi$

$\sum_{ijkl} p_i p_j p_k p_l$ (pour i, j, k, l différents) $= 1 + 3_{22}\psi + 8_3\psi - 3_4\psi$

Nous constatons qu'il suffit pour définir la structure allélique d'un locus de 4 paramètres ψ, ${}_{22}\psi$, ${}_3\psi$, ${}_4\psi$. Nous pouvons étendre ces coefficients à l'ensemble des loci du génome. Connaissant la structure allélique, définie par ψ, ${}_{22}\psi$, ${}_3\psi$, ${}_4\psi$ de la population originelle, panmictique illimitée,

connaissant la structure en situations d'identité d'un locus ou du génome généralisé,

nous pouvons calculer, à tout moment, la probabilité des différents états génotypiques :

$$\| Y \| = \begin{Vmatrix} y_1 \\ y_2 \\ y_3 \\ y_4 \\ y_5 \end{Vmatrix} = \begin{Vmatrix} 1 & \psi & \psi & {}_3\psi & {}_4\psi \\ 0 & 1-\psi & 0 & 2(\psi - {}_3\psi) & 4({}_3\psi - {}_4\psi \\ 0 & 0 & 1-\psi & \psi - {}_3\psi & 3_{22}\psi \\ 0 & 0 & 0 & 1 - 3\psi + {}_{23}\psi & 6(\psi - {}_{22}\psi - 2_3\psi + {}_4\psi) \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 - 6\psi + 3_{22}\psi + 8_3\psi - 3_4\psi \end{Vmatrix} \times \begin{Vmatrix} P_0 \\ P_1 \\ P_2 \\ P_3 \\ P_4 \end{Vmatrix}$$

Ceci peut s'écrire aussi :

$$y_1 = P_0 + (P_1 + P_2)\psi + P_{33}\psi + P_{44}\psi$$

$$\cdots$$

$$y_5 = P_4\ (1 - 6\psi + 3_{22}\psi + 8_3\psi - 3_4\psi)$$

Nous avons étudié tout au long de ce chapitre un croisement entre deux plantes autotétraploïdes non apparentées. Nous avons pu exprimer quantitativement en termes d'isoaction, l'évolution au cours des générations de la fraction homogène des gamètes. Pour retrouver la structure génotypique, il suffit d'utiliser les relations établies entre situations d'identité et d'isoaction.

IV. — CROISEMENT ENTRE PLANTES NON APPARENTÉES, OBTENUES PAR AUTOFÉCONDATION

Nous considérerons deux plantes l et l', non apparentées, issues d'une population originelle, à l'équilibre, illimitée, panmictique ou non, de structure allélique quelconque à chaque locus.

Nous supposerons que α est nul.

Soient N et N' le nombre de générations d'autofécondations séparant les plantes l et l' de la population d'origine caractérisée par ψ et F_0.

Nous savons que les coefficients de consanguinité F et F' des plantes l et l' seront tels que :

$$1 - F = \left(\frac{5}{6}\right)^N (1 - F_0) \qquad \text{KEMPTHORNE (1957)}$$

$$1 - F' = \left(\frac{5}{6}\right)^{N'} (1 - F_0)$$

En application du chapitre précédent, nous voyons que l'hybride H_1 est caractérisé par :

$$1 - P_{H_1} = \frac{1 - \overline{\psi}}{6} \left\{ 4 + (1 - F_0) \left[\left(\frac{5}{6}\right)^N + \left(\frac{5}{6}\right)^{N'} \right] \right\}$$

Si la population originelle est panmictique :

$$F_0 = 0$$

et

$$\boxed{1 - P_{H_1} = \frac{1 - \overline{\psi}}{6} \left\{ 4 + \left(\frac{5}{6}\right)^N + \left(\frac{5}{6}\right)^{N'} \right\}}$$

De même, en application du chapitre précédent, nous voyons que l'état d'équilibre panmictique de l'hybride multiplié est caractérisé par :

$$1 - P_{H_e} = \frac{1 - \psi}{16} \left\{ 8 + 3 (1 - F_0) \left[\left(\frac{5}{6}\right)^N + \left(\frac{5}{6}\right)^{N'} \right] \right\}$$

et si $F_0 = 0$,

$$\boxed{1 - P_{H_e} = \frac{1 - \overline{\psi}}{16} \left\{ 8 + 3 \left[\left(\frac{5}{6}\right)^N + \left(\frac{5}{6}\right)^{N'} \right] \right\}}$$

V. — APPLICATION AUX VARIÉTÉS SYNTHÉTIQUES

Considérons une variété synthétique à k constituants, tirés après une histoire connue d'une population panmictique, illimitée dont la structure allélique est caractérisée par $\bar{\psi}$. Chaque constituant a un coefficient de consanguinité F_i et une fraction homogène des gamètes P_i tels que $(1 - P_i) = (1 - \bar{\psi})\ (1 - F_i)$. Pour la suite du raisonnement, sans entrer dans le détail des démonstrations, sachons qu'il nous suffira de considérer des valeurs moyennes.

$$\bar{P}_l = \sum_{i=1}^{i=k} \frac{P_i}{k}$$

$$\bar{F}_l = \sum_{i=1}^{i=k} \frac{F_i}{k}$$

Nous nous placerons, ici, dans le cas d'une plante allogame où le taux d'autofécondation est nul. La première génération résultera de la juxtaposition des $\frac{k(k-1)}{2}$ croisements possibles entre les k constituants. Nous pouvons pour chaque croisement, en application des résultats antérieurs, déterminer tant le coefficient de consanguinité, que la fraction homogène des gamètes. Considérons ici seulement les valeurs moyennes, nous obtenons :

$$(1)\ \bar{P}k \text{ syn } 1 = \bar{\psi} + (1 - \bar{\psi})\ \frac{\bar{F}_l}{3}$$

et $\bar{F}k \text{ syn } 1 = \frac{\bar{F}_l}{3}$.

Considérons l'équilibre panmictique de cette synthétique dans le cas d'effectif illimité. Nous obtenons en fonction des résultats de Gallais (1968) et du raisonnement antérieur :

$$\boxed{P k \text{ syn } e = \frac{(1 - \bar{\psi})\ (1 + 3\ \bar{F}_l)}{4k} + \bar{\psi}}$$

$$\boxed{F k \text{ syn } e = \frac{1 + 3\ \bar{F}_l}{4k}}$$

avec $1 - P k \text{ syn } e = (1 - \psi)\ (1 - F k \text{ syn } e)$.

La notion d'hétérosis, de vigueur hybride est liée à la notion d'isoaction et non d'identité. Les conclusions de Gallais (1968) restent valables. Notons cependant que si $F k \text{ syn } e$ tend vers 0, lorsque k augmente, $P k \text{ syn } e$ tend vers $\bar{\psi}$. Si la richesse

(1) k syn 1 = Synthétique à k constituants en première génération de multiplication.

allélique de la population est faible (naturellement ou par suite de sélection) une augmentation de la vigueur des variétés synthétiques viendra moins d'une augmentation du nombre de constituants que d'un élargissement de la base génétique en introduisant d'autres origines géographiques.

CONCLUSION

Les études de génétique quantitative des autotétraploïdes tendent continuellement à mieux représenter la réalité biologique.

La première étape fut l'extension aux polyploïdes de la notion de coefficient de consanguinité (KEMPTHORNE, 1957). Cette notion devint rapidement insuffisante chez les polyploïdes où les états hétérozygotes possibles sont nombreux (DEMARLY, 1963). Toute une série de tentatives aboutirent à définir de nouveaux paramètres. Le nombre moyen d'allèles par locus est déjà plus intéressant (GUY et GENIER, 1967), mais la voie la plus fructueuse fut l'introduction des situations d'identité : quatre paramètres devenaient nécessaires et suffisants pour définir la structure d'un locus (GALLAIS, 1967).

Une autre étape est franchie avec la définition de la structure non plus seulement au niveau d'un locus mais à celui du génome entier d'une population (GUY, 1970). De même, DEMARLY (1963-1971) s'est progressivement dégagé de la notion de locus comme unité de fonction en utilisant les notions de *jonction* et de *linkat*.

Nous avons été amené ici à utiliser, plutôt que l'identité (notion d'information), l'isoaction (notion d'action phénotypique des gènes). Pour cela, nous avons créé de nouveaux paramètres dont ψ, *coefficient d'isoaction* ; il a le mérite d'établir un lien entre, P, fraction homogène des gamètes, réalité biologique, et F, coefficient d'inbreeding, que seul nous calculons pour l'étude des systèmes de reproduction.

Une difficulté réside dans l'estimation de ψ, caractéristique de richesse allélique. Le problème n'est pas résolu dans son ensemble, mais les études de JOHNSON (1966) sur drosophile ont permis de trouver des solutions élégantes.

Nous avons appliqué ces notions au cas du croisement entre deux plantes quelconques non-apparentées : la multiplication panmictique des hybrides entraîne toujours une diminution de l'hétérogénéité mesurée au niveau de la plante.

Si la richesse allélique de la population originelle est faible, qu'elle le soit naturellement ou par suite de sélection artificielle, une augmentation de la vigueur des hybrides et des variétés synthétiques viendra moins d'un inbreeding moins poussé ou d'une augmentation du nombre de constituants que d'un élargissement de la base génétique par introduction de matériels d'origines éloignées. Nous avons défini ψ à l'intérieur d'une population, nous pourrions le définir entre deux populations et envisager le croisement entre plantes issues de populations différentes.

Nous n'avons pas envisagé dans cette étude le cas de deux gènes, de deux linkats correspondant à deux emplacements chromosomiques différents, ayant même action phénotypique : nous avons parlé d'isotypie pour caractériser cette situation. L'isoaction apparaît comme un cas particulier de l'isotypie. La redondance des gènes (allopolyploïdie, duplication...) semble fréquente (OHNO, 1970). Les mécanismes

d'action sont mal connus. Nous pouvons espérer qu'une meilleure connaissance de ces phénomènes biologiques, et la création de modèles d'étude adaptés permettront de passer de l'isoaction à l'isotypie, de même que nous sommes passés de l'identité à l'isoaction.

Reçu pour publication en août 1972.

SUMMARY

THE GENOTYPICAL STRUCTURE OF A PANMICTICALLY MULTIPLIED AUTOTETRAPLOID HYBRID

II. — DATA FOR GENERALIZATION

The object of this paper is to generalize the conclusions of the preceeding one, by suppressing the most restrictive hypotheses. The results and conclusions are valid for any allelic frequencies, and in a restricted number of cases for related or unrelated plants.

We have successively considered :

I. — *Qualitative study of a cross between two autotetraploid plants related or not*

We note that for any cross there is always a decrease in the allelic content per plant, and a decrease of the homogeneous part of the gametes as the panmictic multiplication proceeds.

II. — *Definitions*

After recalling the definition of F (inbreeding coefficient) and P (homogeneous part of the gametes) we have been led to define a new parameter ψ (isoaction coefficient) which acts as an intermediary between parameters.

$$1 - P = (1 - \psi)(1 - F)$$

III. — *Quantitative study of a cross between two autotetraploid plants related or not*

We find again the same conlusions as in the preceeding paper.

IV. — *Cross between unrelated plants obtained through selfing*

It is the application of general formulae to this particular case.

V. — *Application to synthetic varieties*

The introduction of ψ, allows to generalize some conclusions of A. GALLAIS (1968).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOUFFETTE J., 1966. *Expression de la covariance chez les tétraploïdes.* Thèse Doctorat 3e cycle Fac. Sci. Lyon.

DEMARLY Y., 1971. Commentaires sur les aptitudes à la combinaison. *Quad. Sper. Ist. Forag.*, 3, 5-22, Eucarpia. *Medicago sativa* group, Lodi.

GALLAIS A., 1971. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes au cours des générations de multiplication. *Ann. Amélior. Plantes*, **21**, 303-336.

GALLAIS A., GUY P., 1970. Use of heterosis in breeding autotetraploids. *Report of Meeting of Eucarpia Fodder crops section*. Lusignan, 105-118.

GALLAIS A, GUY P., LENOBLE M., 1970. Models for varieties in cross fertilized forage plants. *Proc. XI Intern. Grassl. Congr.*, 254-259.

GILLOIS M., 1966. Le concept d'identité et son importance en génétique. *Ann. Génét.*, **9**, 58-65.

GUY P., 1970. Structure génotypique d'un hybride autotétraploïde multiplié en panmixie (1re partie). *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 263-295.

JACQUARD A. 1968. Liaison génétique entre individus apparentés. *Population*, **23**, 94-128.

JACQUARD A., 1970. *Structures génétiques des populations*. Masson, Paris, 399 p.

JOHNSON F. M. *et al.*, 1966. An analysis of polymorphisms among isozyme loci in dark and light *Drosophila ananassae* strains from american and western Samoa. *Proc. nat. Acad. Sci U. S. A.*, **56**, 119-125.

KOEHN R. K., RASMUSSEN D. I., 1967. Polymorphic and monomorphic serum esterase heterogeneity in Catostomid fish populations. *Biochem. Genet.*, **1**, 131-144.

MALÉCOT G., 1948. *Les mathématiques de l'hérédité*. Masson, Paris, 60 p.

MALÉCOT G., 1966. *Probabilités et hérédité*. P. U. F., Paris, 356 p.

MARKERT L. L., 1964. Cellular differentiation. An expression of differential gene fonction. In : *Congenital malformations*, 163-174. The international Medical Congress, New York.

OHNO S., 1970. *Evolution by gene duplication*. Springer Verlag, Berlin, 160p.

PAQUET J., 1956. Interaction de la coloration du tégument et de la texture de l'albumen dans la détermination de l'intensité de la couleur du grain de blé. *Ann. Amélior. Plantes*, **6**, 27-57.

PHILOUZE Jacqueline, 1969. Étude de deux gènes de stérilité mâle chez la tomate ms 32 et ms 35. *Ann. Amélior. Plantes*, **19**, 443-457.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (3), 263-279.

ASPECT GÉNÉTIQUE DES ACTIVITÉS β-AMYLASIQUES DANS LE GRAIN DE BLÉ (1)

P. JOUDRIER et A. BOURDET
avec la collaboration technique de Marthe KAMINSKY

Laboratoire de Recherches sur la Qualité des Blés, I. N. R. A.,
16, rue Nicolas Fortin,
75013 Paris

RÉSUMÉ

Sur les grains dépourvus d'activité α de différentes variétés de *Triticum aestivum* et de *Triticum durum*, constituant un échantillonnage géographique très diversifié, ainsi que sur les espèces et genres porteurs des génomes A, B et D, on a déterminé, par colorimétrie selon NOELTING, les activités β-amylasiques solubles (libre et dissimulée) et insoluble (liée).

Sous ces différents états, et compte tenu de l'influence du milieu, cette activité (en valeurs moyennes) n'apparaît pas être une caractéristique variétale, bien que chez *T. aestivum*, des différences significatives soient observées entre variétés anciennes et actuelles et, à un degré moindre, entre Blés d'hiver et de printemps.

Tant en ce qui concerne les activités elles-mêmes que leurs proportions relatives, on n'observe pas davantage de relations particulières au niveau des génomes entre les Blés hexaploïdes et tétraploïdes actuels et leurs progéniteurs diploïdes.

Il semblerait, en revanche, que l'activité de l'enzyme évolue inversement à la complexité génomique, le niveau le plus élevé correspond au génome B (base 100), le plus faible (38) à l'espèce hexaploïde *T. aestivum* (ABD). Quant aux variations concernant les proportions relatives, elles intéressent plus particulièrement les formes libres et liées.

On compare les résultats obtenus sur le Blé à ceux fournis par les principales céréales et quelques *Triticale* .

Mots clés : *β-amylase, blé, progéniteurs, constitution génomique.*

INTRODUCTION

Le rôle et le mode d'action des β-amylases en technologie du Blé, notamment en panification, sont désormais bien établis (BOURDET, 1961 ; MERCIER et COLAS, 1967).

On sait, d'autre part, que l'enzyme peut avoir deux formes : l'une, soluble dans

(1) Travail effectué dans le cadre de l'action concertée n° 68-01-135 sous l'égide de la Délégation générale à la Recherche scientifique et technique.

l'eau et les solutions salines (DAVIDSON, 1945 ; EHRLICH et BURKERT, 1950 ; WALDEN, 1954 ; MEREDITH, 1966), directement active ; l'autre, insoluble, dénommée suivant les auteurs, inactive, liée ou latente, est rendue soluble et active aussi bien au cours de la germination que par les réducteurs ou les protéases agissant séparément ou simultanément (GEDDES, 1949 ; GEOFFROY, 1954 ; ROWSELL, 1962 ; DARKANBAEV, 1964). Il existerait en outre une forme soluble non active, pouvant être également activée par les réducteurs (ROWSELL, 1962 ; DAUSSANT, 1970).

On possède en revanche peu d'informations sur le déterminisme génétique du complexe β-amylasique du Blé. Les rares études relatives aux céréales concernent essentiellement l'Orge et le Blé. Pour l'Orge, certains auteurs (SALLANS, 1938 ; NUMMI, 1966 ; SCRIBAN, 1966) considèrent que la teneur en β-amylase est une caractéristique variétale, alors qu'un autre (FRYDENBERG, 1965) est d'un avis opposé. Pour le Blé, KNEEN (1941) pensait que la teneur en β-amylase dépendait à la fois de la variété et des conditions de culture, mais plus récemment, TORZINSKAYA (1967) a signalé qu'il n'y avait pas de différences notables dans les activités β-amylasiques entre les nombreuses variétés examinées.

Tout en confirmant l'existence d'une forme β soluble activable par réduction, le présent travail se propose de préciser les niveaux d'activités et les proportions relatives du complexe β-amylasique du grain de Blé non germé et d'examiner les modifications éventuelles résultant de la constitution génomique par l'étude comparée de variétés, espèces et genres apparentés au Blé.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériels d'étude

Les matériels examinés, de caractéristiques génétiques et culturales définies, comprennent différentes variétés de :

— Blés tendres : *Triticum aestivum* (L.) THELL. ssp. *vulgare* (VILL.).
— Blés durs : *Triticum turgidum* (L.) THELL. ssp. *turgidum*, conv. *durum* (DESF.), d'après Mac KEY (1966).
— Et certaines espèces phylogénétiquement apparentées : une souche de *Triticum aegilopoides* (LINK.) BAL, 5 souches d'*Aegilops squarrosa* (L.) et 7 souches d'*Aegilops speltoides* (TAUSCH.), selon Mac KEY (1968).

A titre de comparaison, différentes céréales : Orge, Seigle, Riz, Avoine, Maïs, Sorgho et quelques *Triticale*, ont été également étudiées.

Pour les espèces *T. durum* et *T. aestivum*, nous avons disposé de variétés originaires de différentes aires géographiques constituant un échantillonnage à l'échelle mondiale des principaux Blés de boulangerie et de pastification actuellement cultivés.

Les variétés de Blés tendres testées, de récoltes différentes, ont pour origine plusieurs pays d'Europe (Allemagne, Autriche, Belgique, Hollande, France, U. R. S. S., Yougoslavie) et d'Amérique (U. S. A., Canada, Argentine).

Dans le cas des Blés tendres français, un certain nombre de variétés anciennes, dont sont issues les variétés actuelles, ont été également étudiées.

De même les Blés durs sont de provenance diverses : Afrique du Nord, Europe, (France, Italie), États-Unis, Canada, Argentine.

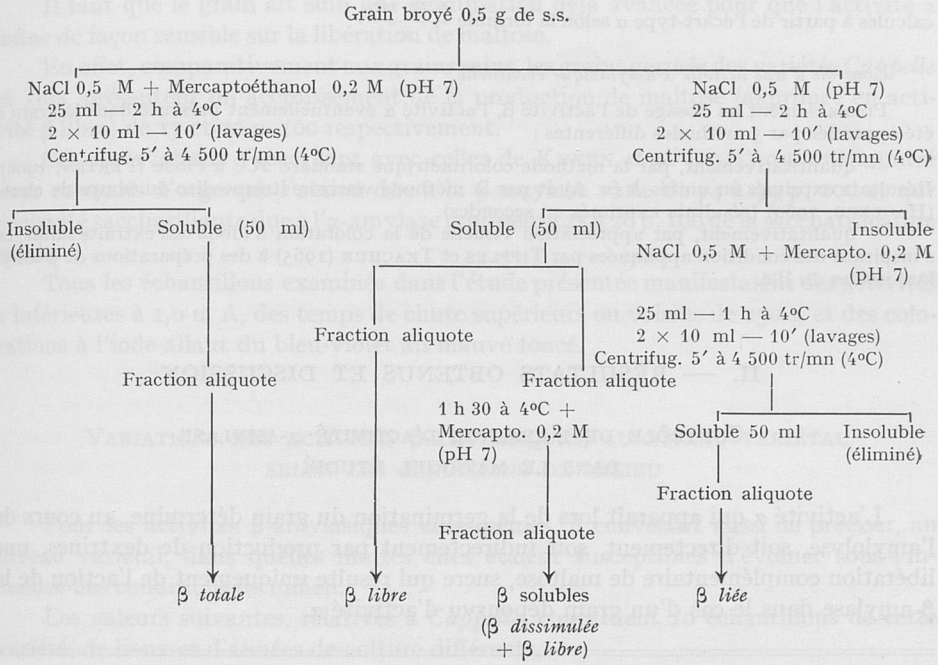
La liste alphabétique des différentes variétés étudiées figure en regard des résultats correspondants obtenus.

Toutes les déterminations ont été effectuées sur des moutures entières de grain, réalisées au petit broyeur de laboratoire à marteaux (Culatti).

Méthodes utilisées

Extraction des différentes formes de β amylase.

Des essais préliminaires ont permis de préciser l'influence de différents paramètres (nature des réactifs et de la durée d'extraction, conditions de température, de pH, action comparée de la papaïne et de différents réducteurs), et de définir un protocole expérimental dont le schéma est indiqué ci-après.



Détermination de l'activité β amylasique.

Le principe de la méthode colorimétrique de NOELTING et BERNFELD (1948) à l'acide dinitrosalycilique, mis en pratique par divers auteurs dans des conditions assez variables, a nécessité quelques mises au point préalables (pH du substrat, durée d'action des extraits sur le substrat, dilution des extraits) avant d'aboutir au protocole suivant :

Dans un tube à essai, plongé dans un bain d'eau maintenu à 20°C, à 1 ml de l'extrait enzymatique convenablement dilué est ajouté, en déclenchant le chronomètre, 1 ml de substrat d'amidon soluble 1 p. 100 (pH 4,5). Après 3 mn de contact à 20°C, on ajoute rapidement 2 ml d'acide dinitrosalycilique (DNS). Le tube est alors plongé 5 mn au bain-marie bouillant, puis refroidi sous l'eau courante en 3 mn environ.

Après addition de 20 ml d'eau distillée et homogénéisation, la valeur de la densité optique est lue à 520 nm.

Chaque mesure est doublée d'un essai témoin préparé dans les mêmes conditions, les 2 ml de DNS étant mis, dans ce cas, avant le ml de substrat.

Expression des résultats.

— L'unité d'activité β amylasique est exprimée par la quantité de maltose (mg) libérée par 1 g de grain (substance sèche) après 3 mn à 20°C à partir d'un substrat amidon soluble 1 p. 100 (pH 4,5) (en abrégé uβ/g de s.s.).

— L'étude de la reproductibilité des mesures sur un même échantillon a montré que la méthode était précise à ± 5 p. 100 près.

Par ailleurs, en faisant le bilan : β active + β dissimulée + β liée, d'une part et en dosant directement la β totale d'autre part, il n'apparaît pas de différence significative entre les deux valeurs, compte tenu de la précision de la méthode.

Interprétation statistique.

Les tests statistiques utilisés sont des comparaisons de moyennes.

Les coefficients de variation (comparaison de plusieurs échantillons d'une même variété) où les distributions relatives par rapport à la moyenne (cas d'une même série de n variétés) ont été calculés à partir de l'écart-type σ selon la formule $\frac{\sigma \times 100}{\bar{x}}$.

Contrôle d'une activité α-amylasique éventuelle.

Préalablement au dosage de l'activité β, l'activité α éventuellement présente dans le grain a été appréciée par 3 méthodes différentes :

— quantitativement, par la méthode colorimétrique standard ICC à l'iode (PERTEN, 1966). Résultats exprimés en unités A (u. A) et par la méthode viscosimétrique dite du temps de chute (HAGBERG, 1960) (résultats exprimés en secondes).

— qualitativement, par appréciation visuelle de la coloration à l'iode des extraits salins, en s'inspirant des condition appliquées par TIPPLES et TKACHUK (1965) à des préparations de β-amylase isolées du Blé.

II. — RÉSULTATS OBTENUS ET DISCUSSION

CONTRÔLE DE L'ABSENCE D'ACTIVITÉ α-AMYLASE DANS LE MATÉRIEL ÉTUDIÉ

L'activité α qui apparaît lors de la germination du grain détermine, au cours de l'amylolyse, soit directement, soit indirectement par production de dextrines, une libération complémentaire de maltose, sucre qui résulte uniquement de l'action de la β-amylase dans le cas d'un grain dépourvu d'activité α.

Variété	Activité α			Activité β libre uβ/g s.s.
	Méthode ICC u.A	Temps de chute	Coloration à l'iode	
Omar	< 0,05	650	Bleu-violet	125
Trumbull	~ 0,10	520	Bleu-violet	258
Rex	0,12	410	Bleu-violet	212
Capitole	1,54	200	Mauve	218
Cappelle sain	0,81	235	Violet	225
Cappelle germé 48 h	86,70	94 *	Jaune pâle	253
Joss sain	0,20	347	Violet	252
Joss germé 48 h	76,50	124 *	Jaune pâle	315

* Valeurs obtenues à partir d'un mélange à 85 p. 100 d'*Omar* et 15 p. 100 de Blé germé.

Il était donc nécessaire de s'assurer au préalable que les différents matériels dont on envisageait l'étude étaient exempts de toute activité α, ou du moins n'en contenaient que des traces négligeables, sans incidence sur la production de maltose dosé dans les conditions expérimentales retenues. Les exemples ci-dessus montrent que la

conjugaison de trois méthodes appliquées aux extraits contenant la forme active de la β-amylase permettent de s'assurer, avant toute détermination, qu'ils sont sans activité α notable.

C'est ainsi que des échantillons tels que *Capitole*, sains d'aspect, mais manifestant une activité α déjà appréciable, n'ont pas été retenus, bien qu'à ce niveau, l'influence de l'α-amylase sur la production de maltose apparaisse négligeable.

Il faut que le grain ait subi une germination déjà avancée pour que l'activité α influe de façon sensible sur la libération de maltose.

En effet, comparativement aux grains sains, les grains germés des variétés *Cappelle* et *Joss*, présentent un accroissement de la production de maltose (exprimée en activité β libre) de 17 et 20 p. 100 respectivement.

Ces observations s'accordent avec celles de KNEEN *et al.* (1941) qui ont montré pour 12 malts d'orge que l'action due à la β-amylase varie de 74 à 94 p. 100 et que l'activité saccharifiante due à l'α-amylase représente 25 à 29 p. 100 de la saccharification totale.

Tous les échantillons examinés dans l'étude présentée manifestaient des activités α inférieures à 1,0 u. A, des temps de chute supérieurs ou voisins de 250 s. et des colorations à l'iode allant du bleu-violet au mauve foncé.

VARIATIONS DES ACTIVITÉS β-AMYLASIQUES, AU NIVEAU VARIÉTAL, SELON LES CONDITIONS DE MILIEU

Pour les activités β-amylasiques elles-mêmes, il convenait aussi de préciser, au niveau variétal, dans quelles limites elles étaient susceptibles d'évoluer sous l'influence des conditions de milieu.

Les valeurs suivantes, relatives à *Cappelle*, concernent 10 échantillons de cette variété, de lieux et d'années de culture différents.

	β active	β dissimulée	β liée	β totale
Extrêmes.....	156-245	58-114	102-193	329-540
Moyennes	*197*	*88*	*145*	*430*
Coefficient de variation ± p. 100 ..	16	19	23	17

Elles montrent que l'activité β totale et les 3 types qui la composent, sont, sous l'influence du milieu, soumises à des variations voisines de ± 20 p. 100 par rapport à la moyenne.

D'autres déterminations, effectuées sur 4 échantillons différents de la variété *Capitole*, ont fait apparaître pour l'activité totale un coefficient de variation de ± 16 p. 100. Entre 3 échantillons de *Champlein*, la variation est de ± 21 p. 100.

Si l'on considère que la méthode utilisée pour déterminer les activités est reproductible à ± 5 p. 100, on peut admettre que les conditions de milieu interviennent pour environ ± 15 p. 100 dans l'activité β-amylasique des variétés.

Il a donc été admis dans l'étude qui va suivre que les variations d'activité, supérieures à ± 20 p. 100 entre variétés ou espèces différentes étaient significatives sur le plan génétique.

1. — *Activités β-amylasiques chez le Blé tendre* (T. aestivum, *génomes* : *A*, *B*, *D*)

A. *Variétés françaises.*

a) *Variétés actuellement cultivées.*

21 variétés, dont 14 d'hiver et 7 de printemps, ont été examinées. Nous en donnons ci-dessous la liste par ordre alphabétique (les variétés de printemps sont désignées par un astérisque).

Aronde * ; *Atys* * ; *Capitole* ; *Cappelle* ; *Champlein* ; *Dr Mazet* * ; *Étoile de Choisy* ; *Florence-Aurore** ; *Horizon* * ; *Hybride de Bersée* ; *Joss* ; *Magdalena* ; *Marne* ; *Moisson* ; *Ouest* ; *Petit-Quinquin* ; *Prestige* ; *Progress* * ; *Rex* * ; *Spendeur* ; *Wimax*.

Les résultats obtenus sont indiqués dans le tableau suivant :

	uβ/g de s.s.			
	libre	dissimulée	liée	totale
Minimum	145	55	118	372
Maximum	364	178	341	901
Moyenne	*224*	*99*	*205*	*528*
Distribution ± p. 100	28	33	29	26,5

Les plus faibles activités se manifestent chez *Hybride de Bersé* pour les formes libres et liées, chez *Splendeur* pour la forme dissimulée.

La variété *Petit-Quinquin*, qui présente, pour les trois formes de β-amylase, les activités les plus fortes, se situe nettement en dehors d'autres variétés comme *Atys*, *Capitole*, *Dr Mazet*, *Étoile de Choisy*, *Joss*, *Magdalena*, *Marne*, *Ouest*, *Progress*, *Rex*, dont l'activité β totale est comprise entre 490 et 610 unités.

Contrairement aux résultats de ROWSELL (1962), qui considère que l'activité β liée représente 80 p. 100 de l'activité totale, elle représente ici, en moyenne 39 p. 100, et au maximum 47 p. 100 pour la variété *Atys*. Les formes libre et liée sont également distribuées de part et d'autre de la moyenne, la forme dissimulée offrant la plus grande distribution (33 p. 100).

b) *Variétés dont sont issues les variétés actuelles.*

Les 23 variétés suivantes ont été examinées :

Alliés ; *Blé seigle* ; *Bon fermier* ; *Bordeaux* ; *Browick* ; *Chiddam blanc* ; *Chiddam roux* ; *Dattel* ; *Gros bleu* ; *Grosse tête* ; *Hâtif inversable* ; *Japhet* ; *Massy* ; *Melbor* ; *Mouton rouge* ; *Noé* ; *Parsel* ; *Prince Albert* ; *Tadepi* ; *Vilmorin 23* ; *Vilmorin 27* ; *Vilmorin 29* ; *Yga*.

Voici les résultats auxquels elles ont conduit :

	uβ/g de s.s.			
	libre	dissimulée	liée	totale
Noé	320	200	189	709
Minimum	190	96	151	449
Maximum	456	222	349	1 027
Moyenne	*331*	*152*	*219*	*702*
Distribution ± p. 100	22	21,5	23,5	22

La variété *Noé*, dont sont issues, selon JONARD (1951), près de 99 p. 100 des variétés actuelles, présente une activité libre et totale très proche de la valeur moyenne, mais la forme liée reste inférieure et la forme dissimulée plus élevée. On constate que deux variétés seulement, *Yga* pour les formes libre et liée, et *Dattel* pour la forme dissimulée, manifestent des activités particulièrement faibles.

Les activités maximales pour les trois types s'observent chez *Hâtif inversable* (β totale = 1 027 uβ) qui se détache d'autres variétés également très actives (β totale comprise entre 800 et 850 uβ) telles que *Bon fermier*, *Browick*, *Gros bleu* et *Japhet*. Pour toutes les autres, les activités totales restent proches de la moyenne.

D'une façon générale, les distributions sont inférieures à celles observées dans le cas des variétés plus récentes.

Le fait le plus marquant qui ressort de ces résultats est que les trois types d'activité β des variétés anciennes sont significativement plus élevés que chez les variétés actuellement cultivées. Cet accroissement de 48 p. 100 pour la forme libre, de 53 p. 100 pour la forme dissimulée et de 16 p. 100 pour la forme liée (33 p. 100 pour l'activité totale) semble donc concerner plus particulièrement les formes solubles.

Comme l'indiquent les résultats ci-après, il n'existe apparemment aucune relation entre l'activité d'une variété donnée et celle des géniteurs (variétés anciennes) dont elle est issue. Cela résulte du fait que la variété considérée ne représente qu'une seule des multiples combinaisons réultant du croisement en cause.

	uβ totale/g de s.s.			uβ libre/g de s.s.		
	P_1	(Parents) P_2	D (Descendant)	P_1	P_2	D
a)	*Chiddam blanc* × *Gros bleu*		*Hâtif invers.*			
	720	832	1 027	393	405	456
b)	*Chiddam blanc* × *Browick*		*Grosse tête*			
	720	840	792	393	371	387
c)	*Cappelle* × *Magdalena*		*Wimax*			
	560	477	418	219	280	189
d)	*Tadepi* × *Yga*		*Champlein*			
	620	449	438	273	198	196

On voit en effet que tous les types de situation peuvent se manifester. Pour *Champlein*, les activités libre et totale sont identiques à celles de l'un seulement des 2 parents (*Yga*) ; pour *Wimax* elles se situent à un niveau inférieur par rapport à celles des 2 parents et pour *Grosse tête* à un niveau intermédiaire. Le cas particulier de *Hâtif inversable*, qui manifeste des activités supérieures à celles des 2 parents, pourrait être la conséquence d'une transgression.

Il eût été sans doute intéressant d'examiner du même point de vue les activités de ces mêmes croisements en F_1 et F_2 ; mais ce n'était pas le but de cette étude.

Si BENDELOW (1964) a mis en évidence, sur l'Orge, des niveaux « bas » et « haut » de β-amylase active, indépendants du milieu, qui seraient contrôlés par une paire d'allèles agissant avec dominance intermédiaire, il est probable que le déterminisme génétique de l'enzyme, simple, au niveau diploïde pour l'Orge, soit plus complexe au niveau hexaploïde dans le cas du Blé.

B. *Variétés étrangères.*

37 variétés d'origines géographiques diverses, dont 25 cultivées en Europe et 12 en Amérique énumérées ci-après, ont été examinées (les Blés de printemps sont désignés par un astérisque).

— Europe : (Allemagne, Autriche, Belgique, Hollande, Italie, Yougoslavie)
Adler *, *Arin* ; *Autonomia* ; *Bezostaïa* ; *Carpo* * ; *Erla Koben* ; *Fertodi* ; *Florian* ; *Fylbly* * ; *Gaines* ; *Gudin* ; *Karn II* * ; *Kolben* ; *Leonardo* ; *Lera* * ; *Mironowskaïa* ; *Orca* * ; *Phoebus* * ; *Prince* * ; *Rabe* ; *Rekord* ; *San Pastore* ; *Starke* ; *Tenor* ; *Thatcher* *.

— Amérique : (U. S. A., Argentine)
Atlantico ; *Bison* ; *Brevor* ; *Buck Quequen* ; *Conley* * ; *Lucas* ; *Omar* ; *Pergamino* ; *Selkirk* * ; *Triumph* ; *Trumbull* ; *Villela sol.*

Les valeurs ci-dessous expriment l'essentiel des résultats obtenus.

	uβ/g de s.s. (valeurs moyennes)			
	libre	dissimulée	liée	totale
Europe	254,5	125	217	596,5
Amérique.....	238	104	194	536
Distribution ± p. 100				
Europe	27	32	31	27,6
Amérique.....	25	28,5	34	28,5

Pour les trois types de β amylases, et bien qu'il s'agisse de variétés originaires de zones géographiques très différentes, les activités moyennes dosées restent tout à fait comparables aux valeurs établies sur les variétés françaises actuellement cultivées.

Chez les Blés cultivés en Europe, la variété *Mironowskaïa* manifeste les activités

(libre et totale) les plus élevées (370 ; 925) suivie de *Bezostaia* (349 ; 773) et de *Fertodi* (305 ; 742) de même origine ((Yougoslavie).

On trouve les activités les plus faibles chez *Gudin* et *Florian* (Allemagne) avec des valeurs respectives de 336 et 380 pour la β totale, et chez les variétés *Gudin* et *Kolben* avec 136 et 189 unités respectivement pour la β libre.

Pour les blés cultivés en Amérique, la variété *Trumbull* est la plus active (β libre : 358 ; β totale : 798) ; les variétés *Omar* et *Brevor* (β libre : 125 et 138 ; β totale : 299) les moins actives.

Les distributions sont sensiblement équivalentes pour chacun des deux groupes (Europe et Amérique) en ce qui concerne les différentes formes d'activité β.

C. *Variétés d'hiver et de printemps.*

Bien que les valeurs moyennes d'activité de variétés d'origines géographiques très dissemblables soient en bonne concordance, la distribution des valeurs à l'intérieur de chaque série nous a conduits à préciser l'influence éventuelle de la précocité. C'est ainsi que sont reportés parallèlement, ci-dessous, les résultat relatifs aux variétés d'hiver d'une part, aux variétés de printemps d'autre part.

	μβ/g de s.s. (valeurs moyennes)								
	Variétés d'hiver				Variétés de printemps				
	Libre	Dissim.	Liée	Totale		Libre	Dissim.	Liée	Totale
France N = 14	218	97	180	495	N = 7	235	105	255	595
Europe N = 16	235	113	210	558	N = 9	276	130	221	627
Amérique N = 10	235	104	185	524	N = 2	253	103	246	602
Total N = 40	229	105	193	527	N = 18	256,5	116,5	238	611

D'une façon générale, les Blés de printemps manifestent des activités moyennes supérieures à celles des variétés d'hiver.

En comparant les 18 variétés de printemps aux 40 variétés d'hiver, l'accroissement moyen d'activité est de 12 p. 100 pour la forme libre, de 11 p. 100 pour la forme dissimulée et de 23 p. 100 pour la forme liée, ce qui se traduit, au niveau de l'activité totale par une augmentation moyenne de 16 p. 100.

Cette observation ne permet pas toutefois de conclure si les différences observées sont le fait de caractéristiques génétiques ou la conséquence des conditions culturales.

2. — *Activité β-amylasique chez le Blé dur* (T. durum, *génomes : A B*)

Voici l'origine et la liste des 24 variétés de blé dur examinées :

France : *Agathe* ; *Bidi 17* ; *Lakota* ; *Montferrier* ; *Oued Zenati* ; *Semoulor* ; *Wells* ; *621-3* ; *623-5*.

Italie : *Maliani* ; *Patrizio*.

Tunisie : *Biskri Bouteille* ; *Blé d'Éthiopie* ; *Chili* ; *Mahmoudi Kasserine* ; *Roussia* ; *Zenati Bouteille.*
Argentine : *Bonarense* ; *Taganrog Balcarce* ; *Taganrog Buck.*
Canada - U. S. A. : *Amber Durum W* ; *Amber Durum Z* ; *Lakota* ; *Wells.*

Les résultats sont donnés dans le tableau suivant :

	uβ/g de s.s.				Accroissement p. 100 des différentes activités β chez le Blé dur par rapport au Blé tendre	
	Libre	Dissim.	Liée	Totale		
Minimum	237	80	121	533	β libre	98
Maximum	783	260	442	1 402	β dissimulée	45
Moyenne	*475*	*161*	*313*	*949*	β liée	50
Distribution ± p. 100	32	27	20	25	β totale	70

Comparativement au Blés tendres, les Blés durs accusent un accroissement sensible d'activité β sous ses différentes formes.

Meredith (1966) avait déjà indiqué que le Blé dur par rapport au Blé tendre détenait une plus forte proportion de β libre.

Le tableau indique les accroissements moyens des différentes formes d'activité β chez le Blé dur par rapport au Blé tendre, tels qu'ils ressortent de nos résultats.

621-3 et *Oued Zenati* présentent une activité totale (1 402 et 1 394 respectivement) particulièrement élevée. A l'opposé, *Patrizio* manifeste une activité totale faible (533).

Les valeurs extrêmes, pour les formes libres et liées, s'observent chez les mêmes variétés, l'activité dissimulée la plus faible étant fournie par une variété argentine, *Taganrog Balcarce.*

La distribution des valeurs est la plus importante pour la forme libre, la plus limitée pour la forme liée.

3. — *Activités β-amylasiques chez les progéniteurs diploïdes*

Les différences sensibles mises en évidence entre Blés tendres et Blés durs, nous ont conduits à examiner le cas des progéniteurs diploïdes (Harlan, 1966) des variétés tétra- et hexaploïdes actuelles.

Cette étude a concerné 7 souches d'*Aegilops speltoides* (génome B) et 5 souches d'*Aegilops squarrosa* (génome D) de même origine culturale et multipliées dans les mêmes conditions. En revanche, nous n'avons pu disposer que d'une seule souche de *Triticum aegilopoides* (génome A), de caractéristiques culturales identiques aux *Aegilops.*

Nous indiquons ci-après l'essentiel des résultats obtenus (β libre et β totale) sur ces 3 types de progéniteurs diploïdes (en uβ/g de s.s.).

On peut admettre que les variations d'activité, voisines de 20 p. 100, observées pour les 2 espèces d'*Aegilops*, sont d'origine variétale puisque les conditions de milieu

ont été les mêmes. En se référant aux valeurs moyennes, les activités les plus faibles sont fournies par *A. squarrosa* pour la β totale, par *T. aegilopoides* pour la β libre, alors que l'une et l'autre sont les plus élevées chez *A. speltoides*.

	T. aegilopoides (gen. A) (1 souche)		*A. speltoides* (gen. B) (7 souches)		*A. squarrosa* (gen. D) (5 souches)	
	libre	totale	libre	totale	libre	totale
Minimum	—	—	409	1 055	409	819
Maximum	—	—	770	1 646	641	1 265
Moyenne	*455*	*1 242*	*623*	*1 459*	*492*	*980*
Distribution relative ± p. 100	—	—	21,4	15	20	19,5

4. — *Comparaison des activités β-amylasiques chez les espèces hexa-, tétra- et diploïdes*

Une récapitulation de l'ensemble des résultats permet de comparer, sur la base des valeurs moyennes, les activités β amylasiques des diverses espèces examinées et de préciser les relations éventuelles entre les variétés actellement cultivées et leurs progéniteurs diploïdes.

Cette comparaison intéresse à la fois les niveaux d'activité (uβ/g de s.s.) et les proportions relatives (p. 100 de l'activité totale) des différentes formes de β-amylase présentes.

a) *Niveaux d'activité.*

Les activités présentées par les différents matériels examinés figurent dans le tableau suivant. *T. aestivum* se révélant l'espèce la moins active, on indique en outre les variations relatives d'activité des différentes espèces par rapport à l'espèce Blé tendre (variétés actuelles).

	Génomes	Activités β (uβ/g de s.s.)				Accroissements relatifs d'activités par rapport au Blé tendre (p. 100)			
		Totale	libre	Diss.	liée	Totale	libre	Diss.	liée
A. speltoides	B	1 459	623	248	588	161	160	123	183
T. aegilopoides	A	1 242	455	260	527	122	90	134	153
A. squarrosa	D	980	492	196	292	75	105	77	40
T. durum	AB	949	475	161	313	70	98	45	50
T. aestivum	ABD								
1) var. anciennes		702	331	152	219	26	38	37	5
2) var. nouvelles		559	240	111	208	—	—	—	—

A. speltoides et *T. aegilopoides*, « donneurs » des génomes A et B du Blé, présentent une activité totale respectivement 2,6 et 2,2 fois plus élevée que l'activité moyenne

des variétés de Blé tendre actuellement cultivées ; ceci correspond à un accroissement relatif respectivement égal à 161 et 122 p. 100. Pour *A. squarrosa*, donneur du génome D, cet accroissement n'est que de 75 p. 100 ; il est du même ordre que pour *T. durum* (70 p. 100), espèce ne contenant pas ce génome.

Les variations observées au niveau des différentes formes d'activités β-amylasiques reflètent dans l'ensemble celles de l'activité totale, avec toutefois quelques variantes. C'est ainsi que, pour la forme libre, *T. aegilopoides* accuse une variation moins importante (90 p. 100) que *A. squarrosa* (105 p. 100) et se rapproche davantage de *T. durum* (98 p. 100).

Pour la forme dissimulée, *T. aegilopoides* et *A. speltoides* dominent avec des accroissements respectifs de 134 et 123 p. 100 ; l'accroissement observé pour *A. squarrosa* est moins important (77 p. 100) mais supérieur à *T. durum* (45 p. 100).

En ce qui concerne la forme liée, les activités s'accroissent de 183 et 153 p. 100 chez les « donneurs » des génomes *A* et B, de 40 et 50 p. 100 pour *A. squarrosa* et *T. durum* et seulement de 5 p. 100 pour les variétés anciennes de *T. aestivum*.

Dans le cas particulier de *T. aestivum*, l'activité totale plus élevée (26 p. 200) des variétés anciennes laisserait supposer que les sélections successives auraient entraîné un certain amoindrissement de cette activité, intéressant d'ailleurs davantage la forme active libre (38 p. 100) que la forme liée (5 p. 100).

Si, en se référant à la seule activité totale, on prend comme base 100 celle de *A. speltoides*, qui est la plus élevée, les différentes espèces examinées se classent dans l'ordre décroissant suivant :

A. speltoides (B)	100	*T. durum* (AB)	65
T. aegilopoides (A)	85	*T. aestivum* (ABD) var. anciennes	48
A. squarrosa (D)	67	var. actuelles	38

b) *Proportions relatives des activités.*

Cet autre mode de comparaison entre les espèces, notamment pour ce qui concerne les proportions des formes solubles (active + dissimulée) et insoluble (liée) est exprimée dans le tableau suivant :

	Génomes	P. 100 de l'activité totale			Rapport Solubles / insolubles
		Libre	Dissimulée	Liée	
A. speltoides	B	42,7	17,0	40,3	1,48
T. aegilopoides	A	36,7	20,9	42,4	1,36
A. squarrosa	D	50,2	20,0	29,8	2,36
T. durum	AB	50,1	16,9	33,0	2,03
T. aestivum	ABD				
1) var. anciennes		47,1	21,7	31,2	2,20
2) var. actuelles		42,9	19,9	37,2	1,68

On observe que les variations les plus marquantes intéressent les formes libres (36,7 à 50,2 p. 100) et liées (29,8 à 42,4 p. 100), la forme dissimulée restant sensiblement constante (16,9 à 21, 7 p. 100).

T. aegilopoides (A) se différencie des autres espèces par un faible taux de β libre et un taux élevé de β liée, d'où la valeur particulièrement basse du rapport solubles/insoluble (1,36).

Il apparaît d'autre part, une certaine analogie entre *A. squarrosa* (D) et *T. durum* (AB) qui présentent les proportions de β libre les plus élevées et inversement celles de β liée les plus faibles, d'où la valeur élevée du rapport solubles/insoluble (2,36 et 2,03).

Enfin, les proportions respectives des formes solubles et liée chez *A. speltoides* (1,48) sont très proches de celles observées chez les variétés actuelles de *T. aestivum* (1,68), les variétés anciennes de Blé tendre apparaissant relativement plus riches en β solubles et inversement plus pauvres en β liée (2,20).

Qu'il s'agisse des niveaux ou des proportions relatives des différentes activités β-amylasiques il n'apparaît donc pas de relation particulière entre les caractéristiques génomiques des blés tétraploïdes et hexaploïdes actuels et celles de leurs progéniteurs diploïdes. Il semblerait en revanche, avec les réserves qu'impose le nombre limité d'observations relatives à ces progéniteurs qu'indépendamment de la nature des génomes en cause, l'accroissement du stock génomique s'accompagnerait d'une diminution des activités de l'enzyme.

Quant à savoir si les variations observées entre les espèces sont la conséquence de facteurs génétiques différents (mutations, régulations, épistasies,...), l'état actuel de nos connaissances ne permet pas de le préciser.

5. — *Activités β-amylasiques chez diverses céréales*

Il était intéressant de situer les 2 espèces de Blé actuellement cutivées par rapport aux autres céréales.

	uβ/g de s. s.				p. 100 de β totale			
	libre	dissim.	liée	totale	libre	dissim.	liée	rapport $\frac{\text{solubles}}{\text{liée}}$
Seigle (*Secale cereale*)	196	108	100	404	48,5	26,7	24,7	3,05
Orge (*Hordeum vulgare*)	180	80	133	393	45,8	20,3	33,9	1,95
Avoine (*Avena sativa*)	13	7	11,5	31,5	41,3	22,2	36,5	1,74
Riz (*Oryza sativa*)	1	6	13	20	5,0	30,0	65,0	0,53
Maïs (*Zea mays*)	4,3	2,4	5,3	12	35,8	20,0	44,2	1,26
Sorgho (*Sorghum vulgare*)	1,5	1,5	2,5	5,5	27,2	27,2	45,6	1,19
Blé dur (*T. durum*)	475	161	313	949	49,2	17,1	33,7	2,03
Blé tendre (*T. aestivum*)	240	111	208	559	43,0	19,8	37,2	1,68

Du point de vue des activités : les valeurs les plus élevées se rencontrent chez le Blé, l'Orge et le Seigle. Elles sont très faibles pour l'Avoine, le Riz le Maïs et le Sorgho, et se situent au seuil de sensibilité de la méthode.

Ces observations sont en bon accord avec celles déjà rapportées par KNEEN (1944) et EHRLICH et BURKERT (1950).

Le rapport des formes solubles et liée est voisin chez le Blé et l'Orge mais plus élevé chez le Seigle.

La proportion de β libre est sensiblement la même chez les 3 céréales, mais le Seigle présente un taux de β dissimulée plus élevé et un taux de β liée plus faible.

Ces observations complètent et précisent les résultats antérieurs de NUMMI (1965) selon lesquels une plus forte proportion de l'activité β du Seigle se trouve à l'état soluble, alors que chez l'Orge, cette proportion est plus faible. SALLANS (1938) avait déjà signalé que la β libre de l'Orge représentait de 33 à 44 p. 100 de l'activité totale.

En ce qui concerne les autres céréales, l'activité β totale les classe dans l'ordre décroissant suivant : Avoine, Riz, Maïs, Sorgho. C'est l'Avoine qui manifeste l'activité libre la plus élevée et le Riz la plus faible. Pour l'activité β liée, elle est la plus importante chez le Riz et la plus faible chez le Sorgho.

Le rapport des formes solubles et liées est très voisin chez le Maïs (1,26) et le Sorgho (1,19). Il est plus élevé chez l'Avoine (1,74) qui, de ce point de vue, s'apparente à l'Orge (1,95) et au Blé tendre (1,68). Il est enfin particulièrement faible chez le Riz (0,53) où 60 p. 100 de l'activité totale se trouve à l'état lié, et atteint une valeur maximum chez le Seigle (3,05) qui ne détient que 25 p. 100 de forme liée.

Pour le Maïs, nous confirmons les travaux d'EVNITSKAYA (1966) qui a précisé que le Blé présentait une activité β-amylasique de 15 à 50 fois plus élevée.

Cas particulier des Triticale.

Dans le tableau suivant sont donnés les résultats concernant l'étude d'une variété octoploïde et la valeur moyenne de 3 variétés hexaploïdes de *Triticale*.

Triticale	uβ/g de s. s.				p. 100 de β totale			Rapport $\frac{\text{solubles}}{\text{liée}}$
	libre	dissim.	liée	totale	libre	dissim.	liée	
Var. octoploïde	667	159	202	1 028	65,0	15,5	19,5	4,09
Var. hexaploïde (moy.)	*696*	*137,5*	*230*	*1 063,5*	65,5	13,0	21,5	3,65

Du point de vue de l'activité β totale, les *Triticale* se situent au niveau d'*Aegilops squarrosa* (D).

Ils se différencient par ailleurs des genres *Triticum* et *Secale* dont ils dérivent, ainsi que des autres céréales, par une proportion de β libre particulièrement élevée (65 p. 100 de β libre), d'où un rapport des formes solubles et liée lui-même élevé.

Contrairement à ce qui s'observe chez les *Triticum*, le degré de ploïdie semble être sans influence sur les niveaux d'activités et les proportions relatives des différentes formes de β ; mais le fait que les *Triticale* aient un nombre chromosomique variable ne permet pas de tirer de conclusions.

CONCLUSIONS

— Comparativement aux variétés anciennes de Blé tendre, les variétés actuellement cultivées accusent une baisse sensible d'activité β-amylasique qui affecte principalement les formes solubles.

— En considérant les valeurs moyennes, et compte tenu des conditions de milieu, les variétés de Blé tendre originaires de zones géographiques très diversifiées présentent des activités β très voisines. Toutefois, les variétés de printemps manifestent en moyenne des activités supérieures à celles des variétés d'hiver, principalement au niveau des formes liées.

— Chez les Blés durs, les activités moyennes apparaissent supérieures à celles des Blés tendres, cet accroissement étant plus marqué pour la forme active (98 p. 100) que pour les formes dissimulée (45 p. 100) et liée (50 p. 100).

— *Aegilops squarrosa*, porteur du génome D, manifeste, surtout au niveau des formes libre et liée, des activités très comparables à celles de *T. durum*, dépourvu de ce même génome.

— Deux autres genres apparentés : *Aegilops speltoides* (génome B) et *Triticum aegilopoides* (génome A) accusent des activités β particulièrement élevées, respectivement supérieures de 50 p. 100 et 27 p. 100 à celles d'*Aegilops squarrosa*.

— Indépendamment de la nature des génomes en cause, il semblerait, au moins dans le cas de *T. durum* (AB) et de *T. aestivum* (ABD), qu'à une plus grande complexité génomique corresponde une diminution de l'activité β-amylasique, hypothèse qui soulève le problème des relations entre les divers génomes chez le Blé.

— Si, en tout état de cause, cette activité ne peut constituer une caractéristique génétique au niveau variétal, il semble qu'elle puisse l'être au niveau des espèces.

— Pour ce qui concerne les proportions relatives des différentes formes de β-amylase dans le grain, *T. aegilopoides* (A) se différencie des autres espèces par un faible taux de β libre et un taux élevé de β liée. Il semble d'autre part exister certaines analogies entre *A. squarrosa* (D) et *T. durum* (AB) qui présentent les proportions de forme libre les plus élevées, entre *A. speltoides* (B) et *T. aestivum* (ABD) (variétés actuelles) dont l'importance respective des formes solubles et liée est sensiblement identique.

— S'il est probable que les différentes formes du complexe β-amylasique tant par leur niveau d'activité que par leur importance relative, expriment des caractéristiques génétiques, il est vraisemblable d'admettre (et le cas des variétés anciennes et actuelles de Blé tendre semble le montrer) que certains facteurs du milieu — tels que les techniques culturales — interviennent également dans l'évolution des caractéristiques enzymatiques des variétés.

Reçu pour publication en août 1972.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Mme CAUDERON, de la Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes du C. N. R. A. (Versailles), qui nous a aimablement fourni les différentes souches de progéniteurs diploïdes.

SUMMARY

GENETICAL ASPECT OF β-AMYLASE ACTIVITIES IN THE WHEAT GRAIN

This study aimed to specify the activity levels and the relative proportions of soluble and unsoluble forms of the β-amylase complex in the sound wheat grain in relation with its genomic constitution.

Several hexaploid (*T. aestivum* ABD) and tetraploid (*T. durum* AB) varieties, originated from different countries and locations, as some diploid progenitors holding the A, B or D, genomes were studied. It was first checked that α-amylase was missing in the tested materials, and that variation in β-amylase activity brought by external conditions evolved between definite limits. The active, latent and bound activities were then colorimetrically determined with dinitrosalycilic acid, according to NOETLING.

In mean values, and on account of the environment influence, it becomes evident that β amylase activity is not a varietal characteristic, though for *T. aestivum*, significative differences appear between old and current varieties and, with minor importance, between spring and winter wheats.

Concerning the activities as well as their relative proportions, no particular relation is evidenced at the genome level between actual hexa- and tetraploid wheats and their diploid progenitors.

In compensation, β amylase activities seem to develop inversely to the genomic complexity : comparatively with the highest activity of *A. speltoides* (B), base = 100, *T. aegilopoides* (A), *A. squarrosa* (D) *T. durum* (AB) and *T. aestivum* (ABD) have relative levels of 85, 70, 65 and 38 respectively. As for variations in the relative proportions, they concern more particularly the free (36,7 to 50,2 p. 100 of total activity) and bound forms (29,8 to 42, 4 p. 100).

Results on wheat are compared with those obtained from several cereals (Rye, Barley, Oats, Corn, Rice, Sorghum) and some *Triticale*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BENDELOW V. M., 1964. Inheritance of free beta-amylase in barley. *Canad. J. Plant. Sci.*, **44**, 6, 550-554.

BERNFELD P., 1951. Enzymes of starch degradation and synthesis. *Adv. in Enzymol.*, **12**, 379-428.

BOURDET A., 1961. Phénomènes amylolytiques en technologie boulangère. *Meun. fr.*, **168**, 31-48.

DARKANBAEV T. B., 1964. Amylase in wheat grain during ripening and germination. *Biokhim. Zerna. i. Khlebopecheniya*, **7**, 144-150.

DAUSSANT J., CORZAVIER P., 1970. Biosynthesis and modifications of alpha- and beta-amylases in germinating wheat seeds. *Febs letters*, **7**, 2, 191-4.

DAVIDSON J., 1945. Total and free amylase content of dormant cereals and related seeds. *J. agric. Res.*, **70**, 175-200.

EHRLICH V. L., BURKERT G. M., 1950. Beta-amylase activities of barley, wheat and rye. *Cereal Chem.* **27**, 423-437.

EVNITSKAYA I. A., 1966. Amylase complex of some corn varieties and hybrids. *Prikl. Bioklim. i. Mikrobiol.*, **2**, 3, 335-337.

FRYDENBERG O., NIELSEN G., 1965. Amylase isozymes in germinating barley seeds. *Hereditas*, **54**, 2, 123-139.

GEDDES W. F., DICKSON J. G., CROSTON C. B., 1949. Effect of wheat class and malting conditions on gassing power stimulation and alpha- and beta-amylase activities of malted wheat. *Cereal Chem.*, **26**, 314-418.

GEOFFROY R., 1954. Étude de la mesure de l'activité des bêta et alpha-amylases des farines de froment. *Bull. anc. Élèv. Éc. fr. Meun.*, **144**, 245-250.

HAGBERG S., 1960. A rapid method for determinating alpha-amylase activity. *Cereal Chem.*, **37**, 218.

HARLAN H. V., 1966. in FREY K. (Éd.). *Plant Breeding*, p. 55-83. University Press, Amer., Iowa.

JONARD P., 1951. *Les blés tendres* (Triticum vulgare VILL.) *cultivés en France.* I. N. R. A., Paris, 489 p.

KNEEN E., SANDSTEDT R. M., 1941. Beta-amylase activity and its determination in germinated and ungerminated cereals. *Cereal Chem.*, **18**, 237-252.

MAC KEY J., 1966. Species relationships in *Triticum*. *Hereditas*, Suppl. vol., **2**, 237-276.

MAC KEY J., 1968. Relationships in the *Triticinae*. *3e Intern. Wheat Genet. Symp.*, Australian Acad. Sci., Canberra, 39-50.

MERCIER C., COLAS A., 1967. Les amylases en panification. *Ann. Nutr. Alim.*, **21**, 299-340.

MEREDITH W. O. S., 1966. Free and bound beta-amylase in cereal species. *Amer. Soc. Brew. Chem. Proc.*, 27-31.

MEREDITH W. O. S., 1966. Distribution of protein and free and bound amylase in cereal species. *Amer. Soc. Brew. Chem. Proc.*, 32-38.

NOELTING G., BERNFELD P., 1948. Diastatic enzymes. III : beta-amylase : determination of activity and control of absence of alpha-amylase. *Helv. chim. Acta*, **31**, 285-290.

NUMMI M., 1965. Ultracentrifugation of barley beta-amylases. *Acta chem. scand.*, **19**, 8, 203-204.

NUMMI M., VILHUNEN R., ENARI T. M., 1966. Beta-amylase : I. beta amylase of different molecular size in barley and malt. *European Brew. Conv., 10th Congress*, Stockholm, 1965, Elsevier Publ. 1966, 52-61.

PERTEN H., 1966. A colorimetric method for the determination of alpha-amylase activity. (ICC method). *Cereal Chem.*, **43**, 336-342.

ROWSELL E. V., GOAD L. I., 1962. The constituent of wheat binding latent beta-amylase. *Biochem. J.* **84**, 3, p. 73.

ROWSELL E. V., GOAD L. I., 1962. Latent beta-amylase of wheat ; its mode of attachment to glutenin and its release. *Biochem. J.*, **84**, 3, 73-74.

SALLANS H. R., ANDERSON J. A., 1938. Varietal differences in barley and malts. Saccharifiying activities of barleys and malt and the correlations between them. *Canad. J. Res.*, **16**, 405-416.

SCRIBAN R., 1966. Les amylases au maltage. Activités amylasiques. *Biotechnique*, **3**, 14-24.

TIPPLES K. H., TKACHUK R., 1965. Wheat beta-amylases : I. Isolation. *Cereal Chem.*, **42**, 111-124.

TORZINSKAYA L. R., 1967. The influence of growing conditions on the carbohydrate-amylase complex of wheat grain. *Isv. Vyssh. Ucheb. Zader, Pishch. Technol.*, **3**, 20-23.

WALDEN C. C., 1954. *Purification of wheat alpha-and bêta-amylases*. Ph. D. Thesis Univ. Minnesota. 48 p.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (3), 281-299.

LA FUSARIOSE DU POIS : COMPORTEMENT DES VARIÉTÉS DE POIS INSCRITES AU CATALOGUE OFFICIEL FRANÇAIS VIS-A-VIS D'UNE SOUCHE DE *FUSARIUM OXYSPORUM* F. *PISI* (VAN HALL) SNYDER ET HANSEN

A. CHARRIER [1] et R. COUSIN
avec la collaboration technique de P. CHEDEVILLE

Laboratoire des Plantes potagères,
Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
Étiole de choisy, Route de Saint Cyr
78000 Versailles

RÉSUMÉ

Une souche de *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* a été isolée dans la région de Lille et identifiée à la race 1 du parasite.

Une technique d'infection artificielle a permis de préciser la sensibilité à cette souche des variétés inscrites au Catalogue officiel français.

La filiation de la plupart des variétés résistantes est précisée.

La variabilité du parasite, son interaction avec *Fusarium solani* et l'hérédité de la résistance sont discutées.

Mots clés : *Pois, résistance aux maladies, Fusariose, infection artificielle.*

A. — INTRODUCTION

La Fusariose vasculaire du Pois (*Pisum sativum*) est causée par un champignon du sol, *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* (VAN HALL), SNYDER et HANSEN.

De nombreux auteurs ont décrit les symptômes et l'épidémiologie de cette maladie (CRUICKSHANK, 1952 ; SCHROEDER, 1953 ; BUXTON et STOREY, 1954 ; HUBBELING, 1956 . Les premières manifestations de l'attaque apparaissent sur les plantes des variétés sensibles de Pois pendant leur phase végéta-

[1] Adresse actuelle : I. F. C. C., Ilaka-Est, Madagascar.

tive. Les stipules et les folioles de la base de la plante présentent, dans un premier stade, un aspect terne (vert-gris), puis elles retombent et flétrissent en s'enroulant autour de leur nervure médiane. La maladie progresse vers l'apex et la plante jaunit. Suivant l'intensité de l'attaque, qui est liée aux conditions de milieu et à la race du parasite, les plantes sensibles flétrissent totalement ou restent naines. Dans ce dernier cas, les plantes peuvent parfois atteindre la floraison, mais elles fructifient rarement. Les tissus vasculaires du bas de la tige et de la racine principale prennent une intense coloration rouge orangé. Le parenchyme cortical des racines ne présente pas de lésions externes.

Dans les champs, la maladie apparaît sous forme de zones circulaires ou en suivant les lignes de semis, mais rarement sur des plantes isolées. Un sol humide favorise le développement précoce des symptômes, tandis qu'un temps ensoleillé et chaud, pendant la pleine croissance des plantes, entraîne la mort rapide des plantes infectées. D'après CRUICKSHANK (1952), les sols à réaction basique (pH = 8) sont les plus favorables au développement de la maladie, mais elle sévit aussi en sols acides.

Par contre, HUBBELING (1956) remarque que la Fusariose du Pois se développe surtout en sols lourds et argileux, et rarement sur les jeunes polders calcaires.

Cette maladie s'est répandue dans le monde avec la culture intensive du Pois pour l'industrie et fut signalée d'abord aux États-Unis (BISBY, 1918), puis en Nouvelle-Zélande (CRUICKSHANK, 1951), en Hollande (SCHREUDER, 1951), en Angleterre (BUXTON et STOREY, 1954) et en Belgique (MEYER, 1963). En France la première attaque a été observée dans le Nord en 1964.

L'extension géographique de la maladie et la culture de variétés résistantes se sont accompagnées d'une diversification physiologique du parasite. Actuellement,

TABLEAU I

Système d'hôtes différentiels permettant de définir quatre groupes de races physiologiques de F. oxysporum *f. sp.* pisi

	Race 1 LINDFORD 1928	Race 2 SNYDER et WALKER 1935	Race 3 SCHREUDER 1951	Race 3 A BUXTON 1955	Race 4 BOLTON 1966	Race 5 HAGLUND 1970
Onward	S	s	s	s	S	S
Wisconsin Perfection ...	R	s	s	s	S	0
Dark Skin Perfection ...	R	s	0	0	0	S
Delwiche Commando	R	R	s	s	0	0
New Era	R	R	0	s	S	S
New Wales	R	R	0	0	R	S

R : Résistance.
S : Sensibilité du type « Wilt ».
s : Sensibilité du type « Near wilt ».
0 : Absence de données bibliographiques.

Les races 1, 2 4, 5 sont nettement caractérisées. La connaissance des réactions de *New Wales* aux races 3 et 3 A permettrait de rattacher celles-ci à l'un des deux derniers groupes.

un système d'hôtes différentiels permet de distinguer quatre groupes de races physiologiques de *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* ou même cinq si l'on tient compte du type de symptôme « wilt » et « near wilt » (tabl. 1).

a) La race 1 (LINFORD, 1928) provoque un flétrissement foudroyant des plantes sensibles, « wilt » d'autant plus rapide que les conditions de milieu sont favorables (température du sol de l'ordre de 20°C).

b) La race 2 (SNYDER, 1933 ; WALKER, 1935) donne lieu aux mêmes symptômes mais beaucoup moins violents (« near wilt ») dans les conditions habituelles de culture du Pois. Cette race peut attaquer certaines variétés résistantes à la race 1. Son développement s'effectue à une température optimale légèrement supérieure à celle de la race 1 (SCHROEDER, 1953).

c) Les races 3 (SCHREUDER, 1951) et 3 A (BUXTON, 1955) provoquent également les symptômes du « near wilt ». Par contre, la race 4 se rapproche de la race 1, en ce qui concerne la morphologie et les symptômes (BOLTON et *al.*, 1966).

Ces 3 races (3, 3A et 4) présentent le même spectre de réaction sur le système d'hôtes différentiels proposé et attaquent, en particulier, la variété *New Era* résistante aux races 1 et 2. Par contre la variété *New Wales*, résistante aux races 1 et 2, est également résistante à la race 4 (BOLTON *et al.*, 1966). Malheureusement nous ne connaissons pas sa réaction aux races 3 et 3 A. Remarquons que LABRUYÈRE (1959) a mis en évidence une interaction entre les mématodes du sol (*Hopholaimus uniformis*) et la race 3 de *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* entraînant la sensibilité à cette race chez des variétés normalement résistantes.

d) La race 5 isolée dans le nord-ouest de l'État de Washington aux États-Unis (HAGLUND, 1970), provoque les symptômes typiques de la race 1 sur les variétés résistantes aux races 1, 2 et 4. (*Dark Skin Perfection, New Era, New Wales.*)

La transmission du parasite se fait par les semences et les particules de sol infesté. La contamination de la graine peut être externe ou interne. Dans ce dernier cas, le pourcentage de transmission varie avec les conditions expérimentales signalées par les auteurs et reste inférieur à 2 p. 100 (KADOW et JONES, 1932 ; SNYDER, 1932 ; KERLING, 1952). Il suffit d'une quantité infime de terre contaminée (de l'ordre de 1 p. 1000) dans la terre stérile pour obtenir des dégâts sur variétés sensibles, surtout si l'on répète la culture de celles-ci sur le même milieu (KERLING, 1952). En outre, le parasite donne des formes de résistance (chlamydospores) qui peuvent se conserver pendant 10 ans dans le sol. C'est la répétition de la culture du Pois pendant plusieurs années consécutives sur le même terrain qui favorise la multiplication du parasite.

Pour lutter contre la Fusariose du Pois, nous disposons de divers moyens préventifs ou curatifs :

— le traitement des semences (sans effet sur la transmission interne),
— le traitement du sol par des fongicides systémiques,
— des cycles de rotation longs,
— la culture de variétés résistantes.

Cette dernière semble la solution la plus satisfaisante du point de vue agronomique.

Face à l'évolution de cette maladie et au développement de la culture du Pois en France (la production a triplé au cours des 10 dernières années), nous avons étudié la réaction d'un grand nombre de variétés à une souche de *Fusarium oxysporum* f.

sp. *pisi* isolée dans le nord de la France. Ce travail a pu être poursuivi grâce à la mise au point d'une technique d'infection artificielle s'inspirant des nombreux travaux réalisés antérieurement sur ce sujet.

B. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — *L'hôte*

Le matériel végétal étudié comprend les variétés du Catalogue officiel des Plantes potagères et les lignées entrant dans le programme de sélection du Laboratoire. Les variétés conservées en collection à Versailles sont maintenues sous forme de lignées pures par la méthode « pedigree ».

2. — *Le parasite*

La souche de *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* utilisée, appelée Fop L, a été isolée en 1964 sur la variété *Gloire de Quimper* par les services de la Protection des végétaux du Nord (Lille), et mise en collection par le laboratoire de Pathologie végétale de Versailles (Louvet).

Les isolements initiaux ont été purifiés et cultivés à partir de colonies monospores. Les cultures ont été stabilisées pour conserver leur identité au cours des infections et pour les comparer avec les nouvelles souches isolées. Ce but a été atteint en réduisant au maximum la croissance, du champignon par culture sur milieu pauvre (terre ou sable stériles) et à basse température (4°C).

Les *Fusarium* se développent bien sur des milieux de culture artificiels variés. Pour plus de commodité, nous avons cultivé la souche Fop L en tube sur le milieu riche de Mathur *et al* (1950) employé habituellement pour l'Anthracnose du Haricot. Dans les conditions de milieu du laboratoire (température moyenne de 22°C, à l'obscurité), la souche utilisée forme un mycélium abondant et cotonneux. Les spores (micro- et macroconidies) sont très rares. Par contre, *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi*, race 1 cultivé sur PDA, produit en grande quantité des microconidies et des chlamydospores (Cruickshank, 1951).

TABLEAU 2

Caractéristiques morphologiques des souches de F. oxysporum *f. sp.* pisi *utilisées, cultivées sur le milieu de* Mathur et al.

Caractéristiques	Souche		
	Souche Lille (Fop L)	Race 1	Race 2
Aspect du mycélium	Blanc cotonneux	Blanc cotonneux	Blanc moins dense
Coloration du milieu	Brun clair	Brun clair	Rouge vineux

Au Laboratoire, nous avons observé la croissance de la souche Fop L et des races 1 et 2 qui nous ont été fournies par Wharton (Angleterre). Nous avons remarqué des différences d'aspect du mycélium et de coloration du milieu (tabl. 2). Dans nos conditions de culture, la souche Fop L est à rapprocher de la race 1. Mais nous devons remarquer que les caractéristiques morphologiques et la sporulation de cette race sont variables avec les milieux de culture artificielle (Cruickshank, 1951).

Du point de vue de la spécialisation parasitaire, la souche Fop L présente le même spectre d'attaque que la race 1 sur le système d'hôtes différentiels présenté (tabl. 1).

3. — *Méthodes utilisées*

Les techniques d'étude de la résistance du Pois à *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi*, races 1 et 2, sont très nombreuses. L'épreuve des variétés a été réalisée, soit en champ infesté (Hubbeling, 1956 ; King *et al.*, 1960), soit en conditions contrôlées (Schroeder et Walker, 1942 ; Wells, Hare et Walker, 1949 ; Cruickshank, 1951 ; Buxton, 1955 ; Doling, 1964), soit comparativement en champ et en serre (Buxton *et al.*, 1959). Nous nous sommes aussi inspirés des méthodes d'infection artificielle utilisées pour *Fusarium solani* f. sp. *pisi* (Lockwood, 1960 et 1962) et *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* (Messiaen, Risser et Pécaut, 1962).

Les études en champ naturellement infesté se heurtent à une difficulté majeure : l'irrégularité de la répartition et de la composition de l'inoculum dans l'espace et dans le temps. Nous pouvons en avoir une idée précise par l'isolement sélectif des *Fusarium oxysporum* et *Fusarium solani* du sol. Les méthodes utilisées sont qualitatives (Worf et Hagedorn, 1962 ; Bouhot et Billotte, 1964) et peuvent être rendues quantitatives (Bouhot, Bulit et Louvet, 1964). De préférence, les « tests » en champ seront accompagnés d'infections artificielles en conditions contrôlées.

En l'absence de parcelle naturellement infestée par *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* à Versailles, nous avons mis au point une méthode d'infection en serre.

a) *Culture du parasite.*

Pour l'infection, le champignon est multiplié en milieu liquide aéré dont la composition est la suivante (Hubbeling).

Nitrate de soude	2 g
Phosphate bipotassique	1 g
Sulfate de magnésium	0,5 g
Chlorure de potassium	0,5 g
Glucose	30 g
Eau distillée	1 000 cc

Avant l'emploi, le milieu est stérilisé pendant 20 minutes à 115°C. Il est ensemencé à partir des cultures en tube.

Après 5 à 6 jours de culture à 25°C, nous obtenons un inoculum riche en mycélium jeune, en pleine croissance et contenant peu ou pas de spores. Cet inoculum devient épais et plus ou moins gélatineux.

b) *Infection du sol.*

L'inoculum obtenu est intimement mêlé au sable dans lequel les graines de Pois sont aussitôt semées. L'unité de culture est une terrine en poterie de forme carrée (30 cm de côté et 10 cm de haut) remplie de sable de rivière stérile. Des essais préliminaires ont permis de déterminer que la dose optimale d'inoculum, nécessaire à la réalisation d'une bonne infection, est de l'ordre de 300 cc. par terrine, dans nos conditions d'expérimentation.

c) *Culture du Pois.*

Dans le sable fraichement infecté, nous semons, par terrine, 5 variétés représentées par 10 graines chacune. La variété *Gloire de Quimper* est utilisée comme témoin de sensibilité dans chaque terrine. Les semences sont recouvertes de 1 cm de sable environ.

Les terrines inoculées et ensemencées sont placées dans un compartiment de serre dont l'humidité relative est maintenue élevée par un humidificateur. Le sable de culture est arrosé régulièrement et sans excès, le Pois craignant une trop grande humidité, surtout à la germination. La température de l'air de la serre varie de 20 à 28°C. Pendant la période hivernale, un appoint de lumière artificielle permet de porter la longueur du jour à 16 heures.

d) *Observation et notation des symptômes.*

Quand les conditions d'infection sont optimales, les jeunes plantes sensibles, âgées de 3 semaines, sont plus petites qu'en l'absence d'infection et leur feuillage devient terne et de couleur gris-vert (fig. 1 à 4). Généralement, un mois après le semis, ces plantes flétrissent, puis se dessèchent (fig. 5 et 6).

Fig. 1. — Merveille de Kelvedon.

Fig. 2. — Télévision.

Comparaison de jeunes plantes de Pois sensibles infectées (à gauche) *et non infectées* (à droite) *appartenant aux variétés* Merveille de Kelvedon *et* Télévision.

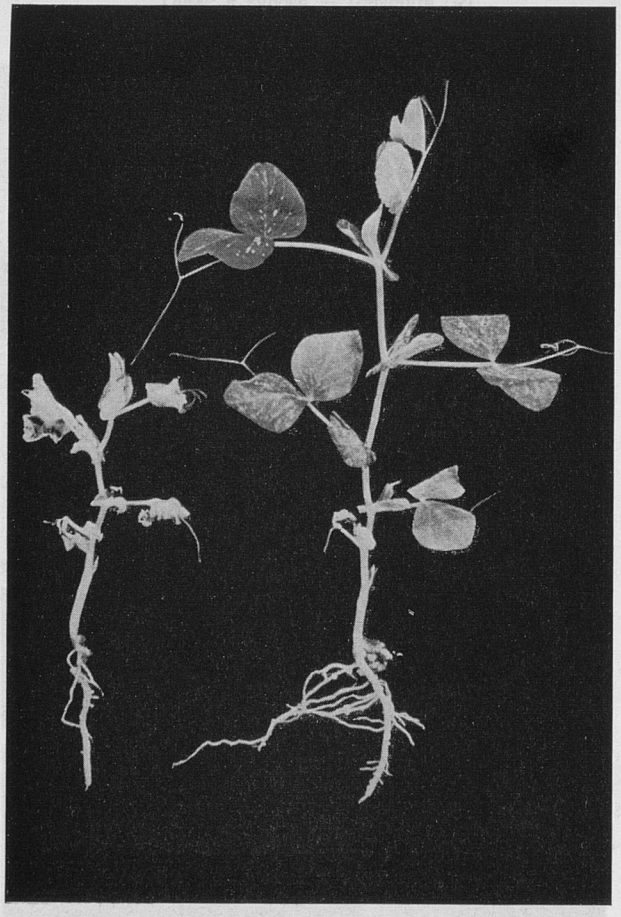


FIG. 3. — Viabona.

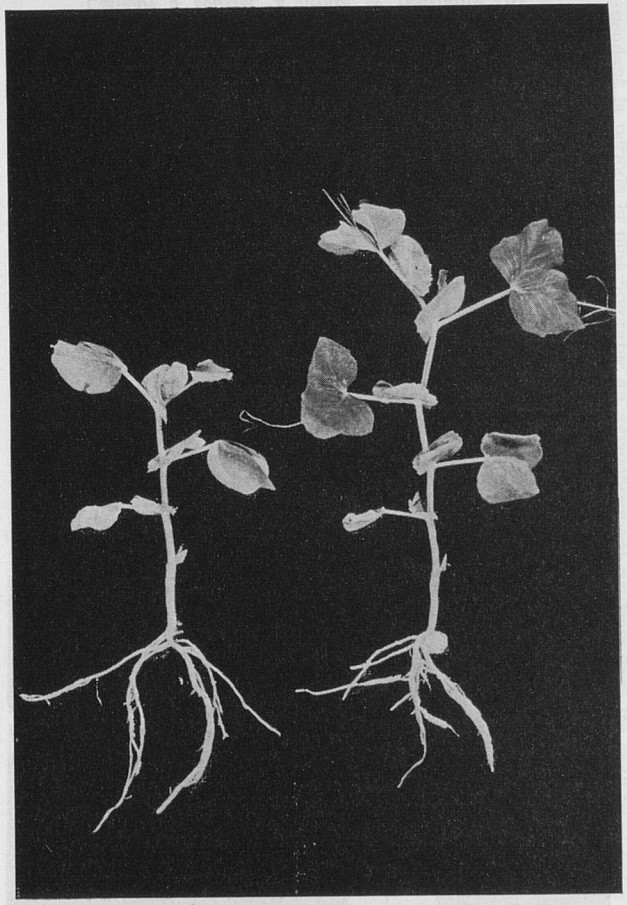


FIG. 4. — Gloire de Witham.

Comparaison de jeunes plantes de Pois sensibles infectées (à gauche) *et non infectées* (à droite) *appartenant aux variétés* Viabona *et* Gloire de Witham.

FIG. 5. — *Infection par* F. oxysporum *f. sp.* pisi, *race 1*
Gloire de Quimper, à droite = sensible (S)
Juwel, à gauche = résistante (R)

FIG. 6. — *Infection par la souche Fop L*
Gloire de Quimper, à gauche = sensible (S)
Clamart 3 gousses, à droite = résistante (R)

Les infections en serre se sont révélées capricieuses dans le temps. Nous les avons réussies de janvier à juillet, mais c'est au printemps que nous obtenons les meilleurs résultats, c'est-à-dire pendant la période la plus favorable au développement du Pois dans les conditions naturelles. En outre, tous les auteurs attribuent à la température une action prépondérante sur l'expression des symptômes.

L'équipement utilisé ne permettant pas un contrôle suffisant du milieu, l'emploi d'une enceinte climatisée a été décidé pour rechercher les conditions optimales d'infection.

La notation des réactions des variétés infectées s'effectue 4 à 5 semaines après le semis, quand la variété témoin présente des symptômes nets. Nous avons classé les variétés en deux catégories :

— résistantes (R) : les plantes croissent normalement et seuls les premiers étages foliaires flétrissent,

— sensibles (S) : les plantes flétrissent entièrement puis se dessèchent.

Chaque essai a été répété au moins une fois pour confirmer les résultats de la première notation.

C. — RÉSULTATS

Avec la souche Fop L de *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* nous avons soumis à l'infection la plupart des variétés du Catalogue officiel et quelques lignées utilisées dans le programme de sélection du Pois. Les résultats des notations sont présentés dans les tableaux 3 et 4. Ils sont mis en parallèle avec les observations faites par HUBBELING (1956), sur les mêmes variétés infectées par la race 1, en champ.

TABLEAU 3

Sensiblité à F. oxysporum *f. sp.* pisi,
race 1, des variétés inscrites au Catalogue français
(variétés résistantes R, sensibles S ou hétérogènes H)

Variétés	Fop L Versailles	HUBBELING 1956
1° Pois ronds		
Aldot	S	
Alsacien = Triomphe de Roissy	R	
Anik	R	
Annovert	S	
Arabal	R	
Auréole	S	
Cador	R	
Caméra	R	
Caractacus	R	R
Centvert	S	
Chemin long hâtif	S	S
Chemin long n° 4	R	R
Chipeau	R	
Cicéro	R	
Clamart 3 gousses	R	R
Clause 50	R	R
Clausélan	S	
Clauserva	R	R
Cobri	R	
Colmo	R	

TABLEAU 3 (*suite*)

Variétés	Fop L Versailles	Hubbeling 1956
Douce Provence	S	S
Emir = Express à longue cosse verte	S	
Espoir de Gembloux	S	S
Express Alaska	S	R
Express à longue cosse : Bountiful, le généreux	S	
Fabina	R	
Finavil	S	
Fin des Gourmets	R	R
Firstcovert	R	
Flandrexquis	R	
Gladiateur	S	
Gloire de la Corrèze	S	
Gloire de Quimper	S	S
Gullivert	S	
Hybris	R	
Isa	R	
Joserva	S	
Kalife	R	
King	R	
Laborés	R	
Légio	R	
Manacor	R	
Nain très hâtif d'Annonay	S	H
Norcovert	R	
Obéron	R	
Onyx	R	
Oreste	R	
Petit breton	S	R
Petit provençal	S	S
Pilet	R	
Plein le panier = Fillbasket	S	
Précoce de Mai	R	
Précoce Saumurois	R	
Précovil	S	
Primavil		
Primcovert	R	
Printana	R	
Profusion = Vedette = Zeiner's Grüne Bastard	R	R
Proval	S	
Quarante deux de Sarcelles amélioré	R	
Rafale	R	
Roi des conserves	R	S
Roi des fins verts	S	S
Rondo	S	S
Rondvil	S	
Rosamu	R	
Saveurfine	S	
Serpette amélioré	R	R
Serpette d'Auvergne	R	
Serpette Guilloteaux : Merveille d'Etampes.	R	R
Serpette nain cent pour un	R	R
Serpette vert à rames	R	
Simblanc	R	
Simvert	S	

TABLEAU 3 (*suite*)

Variétés	Fop L Versailles	Hubbeling 1956
Souchet	R	
Starcovert	R	
Starnain	R	
Supcovert	R	
Superbe de Laxton	S	S
Tézierégal	R	
Tézierprime	S	
Tiercé	R	
Tléta	S	
Triofin	R	
Triolet	R	
Troïka	R	
Vercas	R	
Vervil	S	
Victoria Marrow = Victoria	R	
Vilnay	S	
Vilvence	S	
Volontaire	S	
Zem	S	
2° Pois ridés		
Alderman, Roi des Halles = Amiral Dewey	R	R
Argo		
Arkel	R	
Averto	R	
Brillant	R	R
Centurion	R	H
Deli	S	
Délicieux (le)		
Diamant	R	R
Eldo	R	
Étoile Stern	S	S
Fakir	R	
Gloire de Witham	S	H
Gottinga	R	
Gradus		R
Juwel	R	R
Kebby	R	
Kilima		
Kiros	R	
Lancet	R	
Lincoln = Prodige	R	H
Lorka	S	
Lowadis		
Lowarex		
Merveille d'Amérique	S	S
Merveille de Kelvedon	S	S
Merveille de Weissenfels	S	S
Mignon	S	
Milouin	R	
Minarette	R	
Myzar	R	
Onward	S	S
Orféo	R	
Précursor	R	

TABLEAU 3 (*suite et fin*)

Variétés	Fop L Versailles	HUBBELING 1956
Progrès de Laxton	S	S
Protor	S	
Puttie		
Pygma	R	
Recette	R	
Relance	S	S
Ridcovert	S	
Salzmunder Edelperle = Pois de conserve 99 = Sharpe's Canner 99	R	R
Sénateur	R	S
Siegerin	S	S
Téléphone à rames		
Téléphone nain = Daisy	S	S
Télévision	S	
Tézieridée	S	
Tézierlindon	S	
Tézierprospère		
Trésor	R	
Twist	R	
Union Jack	S	S
Vénus	R	
Viabona	S	
Vitalis	R	

Nous avons constaté que 50 p. 100 des variétés inscrites au Catalogue étaient résistantes à la souche Fop L, c'est-à-dire à un isolat de *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* race 1. Elles appartiennent aussi bien à la catégorie des Pois ronds que des Pois ridés.

Nous avons remarqué qu'il existait de petites différences variétales de comportement chez les lignées résistantes ou sensibles ; par exemple, les vitesses d'apparition des symptômes sont différentes.

Nos résultats sont généralement concordants avec ceux d'HUBBELING. Cependant nous avons remarqué un certain nombre de notations contradictoires qui peuvent s'expliquer par des différences possibles, soit au niveau des souches ou du matériel végétal (lignées différentes mais ayant même dénomination variétale), soit dans les méthodes d'infection.

D. — DISCUSSION ET CONCLUSION

L'introduction de la résistance à la Fusariose dans les variétés de Pois, nous conduit à discuter des problèmes suivants :

— possibilités de variation et d'évolution de *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* ;

— génétique de la résistance à ce parasite et création de variétés résistantes ;
— mécanismes de la résistance ;
— intervention de *Fusarium solani* f. sp. *pisi* en interaction avec *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi*.

TABLEAU 4

Sensibilité au F. oxysporum *f. sp.* pisi, *race 1 des quelques autres variétés et lignées françaises ou étrangères en collection*

Variétés	Fop L Versailles	Hubbeling 1956
1. — Pois ronds		
Accacia noir	R	
Arthur	R	
Champagne	S	
Chancellor		R
Extra rapide	R	
Haute-Loire	S	
Mexique 4	S	
Michaux de Paris	S	
Nain extra hâtif à châssis	S	H
Petit Cévenol	R	R
Transcaucasicum	R	
Turkestan	S	
2. — Pois ridés		
CMG	R	
Délice de conserves	S	
G 21	R	
Merveille d'Angleterre		R
Multifreezer	S	
New Era	R	R
Petite Merveille	R	S
RN 31	R	
Serpette nain vert	S	
Triomphe de Kelvedon	R	R
Wisconsin Perfection	R	

1. — *Variabilité de* Fusarium oxysporum *f. sp.* pisi

La reproduction sexuée de ce champignon n'est pas connue. Les variations observées se produisent pendant son développement végétatif suivant trois types de mécanismes : la mutation, la recombinaison parasexuelle et l'adaptation aux changements du milieu.

Des mutants de *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi*, différant des souches parentales par leur morphologie, leur pouvoir pathogène et leurs besoins nutritifs, ont été obtenus par irradiation aux ultraviolets. La plupart de ces mutants auxotrophes sont moins pathogènes que les souches dont ils sont issus (Buxton, 1956).

L'hétérocaryon est formé par anastomose de deux hyphes mycéliennes et contient deux ou plusieurs noyaux génétiquement différents. Chez *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi*, les hétérocaryons obtenus entre deux mutants différents manifestent un

pouvoir pathogène équivalent à celui des souches sauvages (BUXTON, 1956). Mais les caractéristiques de l'hétérocaryon ne peuvent se transmettre que s'il y a recombinaison parasexuelle (PONTECORVO, 1956). Des hétérocaryons entre mutants auxotrophes des races 1 et 2 ont donné une très faible proportion (3×10^{-8}) de spores uninuclées croissant sur milieu minimum. Ces souches prototrophes de *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* ont produit végétativement de nouvelles lignées, en particulier du point de vue pathogène (BUXTON, 1956 et 1960).

Le système de recombinaison parasexuelle chez les organismes hétérocaryotiques a fait l'objet d'études chez d'autres champignons imparfaits comme *Aspergillus nidulans* (PONTECORVO, 1956), *Puccinia graminis* var. *tritici* et *Ustilago maydis* (BRADLEY 1962), *Neurospora crassa* (TUVESON et GARBER, 1959). La plupart de ces études sont relatées dans des mises au point (WATSON, 1970 ; TINLINE, 1969).

L'adaptation du parasite aux conditions de milieu affecte des aspects divers de sa physiologie et peut modifier son pouvoir pathogène. BUXTON (1958 et 1959) a affirmé que le contact prolongé du *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* race 1 avec les racines de la variété résistante *Alaska* pouvait donner, à une souche de cette race les caractéristiques de la race 2. Toutefois cette possibilité d'adaptation est discutée (PARMETER *et al.*, 1963).

2. — *Génétique de la résistance à* Fusarium oxysporum *f. sp.* pisi

Nous n'avons pas encore étudié la génétique de la résistance à la souche Fop L. Comme la résistance du Pois à la race 1 est conditionnée par un gène dominant (WADE, 1929), nous avons tout lieu de penser qu'il en est de même en ce qui concerne la résistance à la souche Fop L. Nous nous proposons de vérifier cette hypothèse en infectant artificiellement les lignées F_3 provenant de divers croisements entre variétés résistantes et sensibles.

Comme nous l'avons signalé précédemment, nous disposons d'un bon nombre de variétés de Pois, inscrites au Catalogue officiel, résistantes à *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi*, race 1. En outre, la transmission du caractère : résistance à la race 1, relevant d'un déterminisme simple, l'obtention de variétés résistantes est aisée par croisements. Ceux-ci sont exploitables par sélection généalogique en conservant, aux cours des premières générations, les individus résistants au stade jeune, en infection artificielle.

A titre indicatif, nous avons présenté, dans le tableau 5, la filiation d'un certain nombre de variétés de Pois, en mentionnant leurs réactions à la souche Fop L.

Les variétés françaises n'ayant généralement pas été spécialement sélectionnées vis-à-vis de ce parasite, nous constatons que le même croisement entre une lignée résistante et une lignée sensible a donné naissance à des variétés des deux types. En outre, certaines variétés anciennes de Pois comme *Merveille de Kelvedon* ne sont pas forcément des lignées pures ; il serait donc possible de sélectionner à l'intérieur de celles-ci des individus résistants ou sensibles.

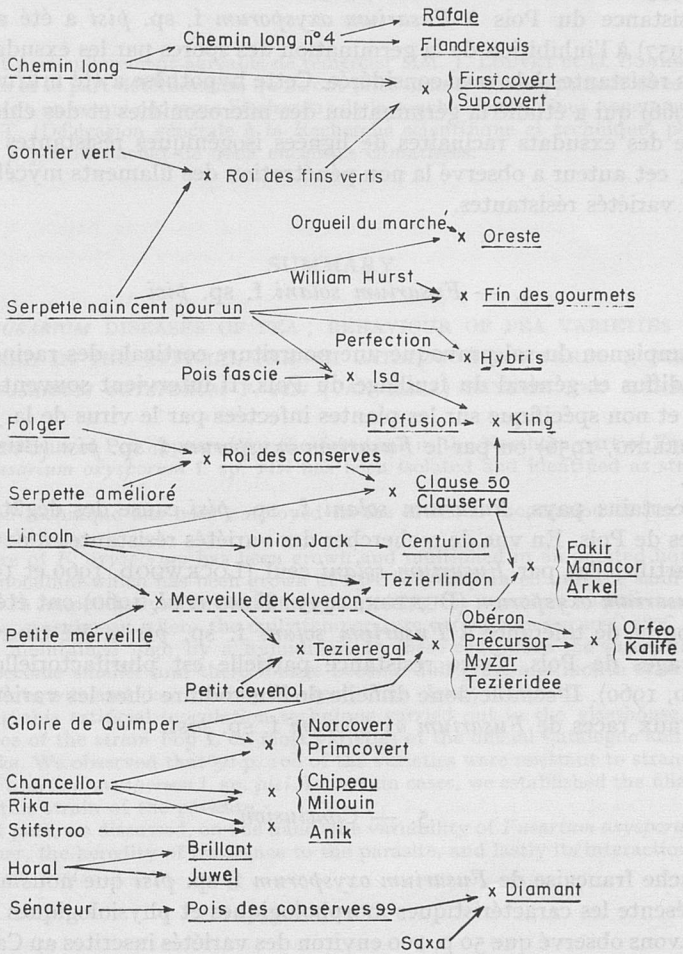
L'étude génétique de la résistance à la race 2 de *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* a aussi été réalisée dans les pays où elle sévit. En 1938, VIRGIN et WALKER ont trouvé une source de résistance dans quelques plantes des variétés *Rogers K* et *Horal*. Une lignée résistante, *Delwiche Commando*, a été fixée à partir de ce matériel et HARE, WALKER et DELWICHE (1949) ont mis en évidence l'hérédité monofactorielle domi-

nante de la résistance à la race 2. Puis WELLS, HARE et WALKER (1949) ont montré que les gènes de résistance du Pois aux races 1 et 2 sont portés par le même chromosome, mais suffisamment éloignés pour qu'ils se comportent comme des gènes indépendants.

TABLEAU 5

Filiation entre diverses variétés de Pois résistantes au F. oxysporum f. sp. pisi *race 1.*
(Les variétés résistantes sont soulignées d'un trait plein).

Remarque : les autres variétés résistantes et inscrites au Catalogue, mais dont on ne connaît pas l'origine n'ont pu être rattachées à cet arbre généalogique.



A partir d'un croisement, effectué entre les variétés *Delwiche Commando* et *Wisconsin Perfection*, HAGEDORN (1953) crée la variété *New Era* du type *Wisconsin Perfection*, adaptée aux exigences industrielles et résistante aux deux races 1 et 2, Enfin BOLTON montre que la variété *New Wales* résiste aux races 1, 2 et 4, mais l'auteur ne précise pas l'hérédité de la résistance à la race 4.

3. — *Mécanismes de la résistance du pois à* Fusarium oxysporum *f. sp.* pisi

L'infection par *Fusarium oxysporum* des variétés de Pois sensibles se fait par les racines. Le champignon pénètre jusqu'aux tissus du xylème de la racine, puis de la tige. L'incubation de la maladie est plus ou moins longue ; les premiers symptômes apparaissent sur les feuilles de la base de la plante puis progressent vers l'apex. Les causes de la dessiccation foliaire et ses origines biochimiques ont été analysées par Dimond (1955), et Messiaen et Mas (1969).

La résistance du Pois à *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* a été attribuée par Buxton (1957) à l'inhibition de la germination des spores par les exsudats racinaires des variétés résistantes à la race considérée. Cette hypothèse a été infirmée par Kommedahl (1966) qui a étudié la germination des microconidies et des chlamydospores en présence des exsudats racinaires de lignées isogéniques résistantes et sensibles. Par contre, cet auteur a observé la non pénétration des filaments mycéliens dans les racines des variétés résistantes.

4. — *Fusarium solani* f. sp. *pisi*

Ce champignon du sol provoque une pourriture corticale des racines et un jaunissement diffus et général du feuillage du Pois. Il intervient souvent en infection secondaire et non spécifique sur les plantes infectées par le virus de la Jaunisse apicale (Hubbeling, 1956) ou par le *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* (Buxton et Storey, 1954).

Dans certains pays, *Fusarium solani* f. sp. *pisi* cause des dégâts importants aux cultures de Pois. En vue de rechercher des variétés résistantes à ce parasite, des infections artificielles par *Fusarium solani* seul (Lockwood, 1960 et 1962) ou associé avec *Fusarium oxysporum* (Buxton, 1955 ; King *et al*, 1960) ont été réalisées.

Une source de tolérance à *Fusarium solani* f. sp. *pisi* a été trouvée dans des types sauvages de Pois. Cette résistance partielle est plurifactorielle dominante (Lockwood, 1960). Il semble donc difficile de l'introduire chez les variétés cultivées, résistantes aux races de *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi*.

5. — *Conclusion*

La souche française de *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* que nous avons utilisée (Fop L) présente les caractéristiques morphologiques et physiologiques de la race 1.

Nous avons observé que 50 p. 100 environ des variétés inscrites au Catalogue sont résistantes, en infection artificielle, à la souche Fop L. Nous disposons donc d'un matériel végétal directement utilisable en cas d'extension de cette souche de *Fusarium oxysporum*, En outre, il est aisé de sélectionner des lignes de Pois résistantes à la race 1, étant donné que cette résistance relève d'un déterminisme monogénique dominant.

Si l'on considère le développement de la culture du Pois en France et l'expérience

des pays étrangers atteints par la Fusariose vasculaire, il convient de rester très vigilant en ce qui concerne l'extension de cette maladie et la diversification physiologique du parasite. Dans les zones de culture intensive du Pois, toute nouvelle attaque devrait être dépistée et l'agent pathogène isolé en vue de son identification.

Reçu pour publication en juin 1972.

REMERCIEMENTS

Il nous est particulièrement agréable de remercier MM. J. Louvet et D. Bouhot pour leurs conseils éclairés et la part déterminante qu'ils ont prise dans le développement de ce programme, tout spécialement en ce qui concerne l'isolement de la souche Fop L. Nous remercions également la D. G. R. S. T. (Délégation générale à la Recherche scientifique et technique) pour son aide financière qui a permis l'achat de deux enceintes climatisées.

SUMMARY

FUSARIUM DISEASES OF PEA ; BEHAVIOUR OF PEA VARIETIES ENTERED IN THE OFFICIAL FRENCH CATALOGUE FORWARDS A STRAIN OF *FUSARIUM OXYSPORUM* F. *PISI* (VAN HALL) SNYDER AND HANSEN

A *Fusarium* wilt of Pea appeared for the first time in the Northern part of France in 1964. A strain of *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* has been isolated and identified as strain I of the pathogen.

A modified technique has been employed in the artificial inoculation of pea seeds under greenhouse conditions.

The culture of *F. oxysporum* has been grown and multiplied in an aerated liquid medium. A 6 days old inoculum which has been grown at 25°C is incorporated into the sand and the pea seeds were grown immediately. The containers comprising the inoculum and the seeds were then transfered to a greenhouse where the daily temperature varied between 20°C 28°C. The relative humidity was maintained high by a humidifier. In these conditions the susceptible plants of 3 weeks old become smaller and there foliage become dull grey, one month after sowing, the susceptible plants wilt and die, making the symptoms clearly distinct.

Employing this artificial inoculation technique carried out in the glasshouse, we studied the performance of the strain Fop L on most varieties of the official Catalogue and some of the collection stocks. We observed that 50 p. 100 of the varieties were resistant to strain Fop L, *i. e.* to strain I of *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi*. In certain cases, we established the filiation of their reaction with this strain of the parasite.

In the last part, we discussed, on one hand, the variability of *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi*, and on the other, the heredity of resistance to the parasite, and lastly its interaction with *Fusarium solani* f. sp. *pisi*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bissy G. R., 1918. A *Fusarium* disease of garden peas in Minnesota. *Phytopathology*, **8**, 77.

Bolton A. T., Nuttall V. W., Lyall L. H., 1966. New races of *Fusarium*. *Canad. J. Plant Sci.*, **46**, 4, 343-347.

Bouhot D., Billotte J.-M., 1964. Recherches sur l'écologie des champignons parasites du sol, II.

Choix d'un milieu nutritif pour l'isolement sélectif de *F. oxysporum* et *F. solani* du sol. *Ann. Épiphyties*, **15**, 1, 45-56.

Bouhot D., Bulit J., Louvet J., 1964. Recherches sur l'écologie des champignons parasites du sol, III. Recherche d'une méthode sélective et quantitative d'analyse de *F. oxysporum* f. *melonis* dans le sol. *Ann. Épiphyties*, **15**, 1, 57-72.

Bradley S. G., 1962. Parasexual phenomena in microorganisms. *Ann. Rev. Microbiol.*, **16**, 35-52.

Buxton E. W., 1955. *Fusarium* diseases of peas. *Trans. Brit. mycol. Soc.*, **38**, 309-316.

Buxton E. W., 1956. Heterokaryosis and parasexual recombination in pathogenic strains of *F. oxysporum*. *J. gen. Microbiol.*, **15**, 133-139.

Buxton E. W., 1958. A change of pathogenic race in *F. oxysporum* f. *pisi* induced by root exudate from a resistant host. *Nature*, Lond., **181**, (617), 1222-1224.

Buxton E. W., 1959. Mechanisms of variation in *F. oxysporum* in relation to host-parasite interactions. *Plant. Pathol. Probl. Progress, 1908-1958*, 183-191.

Buxton E. W., 1960. Heterokaryosis, saltation and adaptation. *in* Horsfall & Dimond (éd.), *Plant pathology, an advanced treatise*, **2**, 259-405, Acad. Press, New York.

Buxton E. W., Storey I. T., 1954. The occurrence of pea wilt in Britain. *Plant Pathol.*, **3**, 13-16.

Buxton E. W., Perry D. A., Doling D. A., Reynolds J. D., 1959. The resistance of peas varieties to *Fusarium* wilt. *Plant Pathol.*, **8**, 2, 39-45.

Cousin R., 1966. *Compte rendu de mission effectuée en Hollande du 4 au 7 juillet 1966*. 11 p. ronéo. I. N. R. A. Versailles (Yvelines).

Cruickshank I. A. M., 1951. Pea wilt in New-Zealand. *N. Z. J. Sci. Technol.*, **33**, 4, 75-80.

Cruickshank I. A. M., 1952. Pea wilt : Field identification and varietal resistance. *N. Z. J. Agric.*, **84**, 144.

Dimond A. E., 1955. Pathogenesis in the wilt diseases. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **6**, 329-350.

Doling D. A., 1964. Glasshouse testing of pea varieties for resistance to *Fusarium* wilt. *Plant Pathol.*, **13**, 65-68.

Hagedorn D. J., 1953. The New Era canning pea. *Wis. agric. exper. Stat. Bull.*, **504**.

Haglund W. A., Kraft J. M., 1970. *Fusarium oxysporum* f. *pisi*, race 5. *Phytopathology*, **60**, 2, 1861-1862.

Hare W. W., Walker J. C., Delwiche E. J., 1949. Inheritance of a gene for near wilt resistance in the garden pea. *J. agric. Res.*, **78**, 8, 239.

Hubbeling N., 1956. Resistance to Top yellow and *Fusarium* wilt in peas. *Euphytica*, **5**, 71-86.

Kadow K. J., Jones L. K., 1932. *Fusarium* wilt of peas with special reference to dissemination. *Stat. Coll. Wash. agric. exper. Stat. Bull*, **272**, 1-30.

Kerling L. C. P., 1952. Het overgaan net zaad van de Amerikanse Vaatziekte van Erwten. *Tijdschr. Plantenziekt*, **58**, 236-239.

King T. H., Johnson H. C., Bissonnette H., Haglund W. A., 1960. Development of lines of *Pisum sativum* resistant to Fusarium root rot and wilt. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **75**, 510-516.

Kommedahl T., 1966. Relations of exudates of Pea roots to germination of spores in races of *F. oxysporum* f. *pisi*. *Phytopathology*, **56**, 6, 721-722.

Labruyère R. E., 1959. Experiments on the interaction of *Hopholaimus uniformis* and *Fusarium oxysporum* f. *pisi* race 3 and its importance in « early yellowing » of peas. *Nematologica*, **4**, 4, 336-343.

Linford M. B., 1928. A *Fusarium* wilt of peas in Wisconsin. *Wis. agric. exper. Stat. Res. Bull.*, **85**, 44 p.

Lockwood J. L., 1960. Progress and problems in breeding peas resistant to root rots. *Mich. agric. exper. Stat. quart. Bull.*, **43**, 2, 358-366.

Lockwood J. L., 1962. A seedling test for evaluating resistance of pea to *Fusarium* root rot. *Phytopathology*, **52**, 6, 557.

Mathur R. S., Barnett H. L., Lilly V. G., 1950. Sporulation of *Colletotrichum lindemuthianum* in culture. *Phytopathology*, **40**, 104-114.

Messiaen C.-M., Lafon, 1963. *Les maladies des plantes maraîchères*, I. N. R. A., Paris, vol. **1**.

Messiaen C.-M., Mas P., 1969. Recherches sur les Fusarioses. VI. Mise au point sur l'activité parasitaire du *Fusarium oxysporum* et sur les divers facteurs rendant les plantes plus ou moins sensibles aux Fusarioses vasculaires. *Ann. Phytopathol.*, **1**, 3, 401-426.

Messiaen C.-M., Risser G., Pécaut P., 1962. Étude des plantes résistantes au *F. oxysporum f. melonis* dans la variété de melon *Cantaloup charentais*. *Ann. Amélior. Plantes*, **12**, 2, 157-164.

Meyer J. A., 1963. La flétrissure des pois en Belgique due à *F. oxysporum* f. *pisi* (Lindf.) Snyder et Hansen. *Meded. Landbouwhogesch. Gent.*, **28**, 3, 832-838.

Parmeter J. R. *et al.*, 1963. Heterokaryosis and variability in plant pathogenic fungi. *Ann. Rev. Phytopathol.*, **1**, 51-76.

Pontecorvo G., 1956. The parasexual cycle in fungi. *Ann. Rev. Microbiol.*, **10**, 393-400.

Schreuder J. C., 1951. Een Onderzock over de Amerikaanse Vaatziekte van Erwten in Nederland. *Tijdschr. Plantenziekt.*, **57**, 175-306.

SCHROEDER W. T., 1953. Root rots, wilts and blights of peas. *U. S. Dept. Agr. Yearbook*, Plant Diseases, 401-408.

SCHROEDER W. T., WALKER J. C., 1942. Influence of controlled environment and nutrition on the resistance of garden peas to *Fusarium* wilt. *J. agric. Res.*, **65**, 221-248.

SNYDER W. C., 1932. Seed transmission of *Fusarium* wilt of Pea. *Phytopathology*, **22**, 24-25.

SNYDER W. C., 1933. A new vascular wilt of peas. *Science*, **77**, 327.

SNYDER W. C., WALKER J. C., 1935. Fusarium near wilt of pea. *Zentbl. Bakt. Parasit Kde Infekt.*, **91**, 355-378.

TINLINE R. D., MAC NEILL B. H., 1969. Parasexuality in plant pathogenic fungi. *Ann. Rev. Phytopathol.*, **7**, 147-170.

TUVESON R. W., GARBER E. D., 1959. Genetics of phytopathogenic fungi. *Bot. Gaz.*, 121, 74-80.

VIRGIN W. J., WALKER J. C., 1938. No variety of canning pea is immune to near wilt. *Wis. agric. exper. Stat. Bull.*, **440**, 50-52.

WADE B. L., 1929. Inheritance of *Fusarium* wilt resistance in canning pea. *Wis. agric. exper. Stat. Res. Bull.*, **97**, 32 p.

WALKER J. C., 1935. A study of resistance to *Fusarium* wilt in Alaska peas. *Amer. J. Bot.*, **22**, 849-857.

WATSON I. A., 1970. Changes in virulence and population shifts in plant pathogens. *Ann. Rev. Phytopathol.*, **8**, 209-230.

WELLS D. G., HARE W. W., WALKER J. C., 1949. Evaluation of resistance and susceptibility in garden pea to near wilt in the glasshouse. *Phytopathology*, **39**, 771-779.

WORF G. L., HAGEDORN D. J., 1962. A technique for studying relative soil populations of two *Fusarium* pathogens of garden peas. *Phytopathology*, **51**, 11, 805-806.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (3), 301-309.

UNE NOUVELLE MÉTHODE D'AMÉLIORATION DE L'ENDIVE

J. A. HUYSKES
avec la collaboration technique de R. VAN DAM

Instituut voor de Veredeling van Tuinbouwgewassen
Wageningen, Nederland

RÉSUMÉ

L'amélioration de l'endive, espèce allogame, présente de nombreuses difficultés pour le sélectionneur.

L'auteur propose de compléter la traditionnelle sélection par familles par la technique de bouturage des porte-graines et par la mesure de la longueur de l'axe floral des chicons qui, liée à la précocité, constitue de ce fait un bon critère de sélection.

Cette nouvelle méthode a été utilisée pour rechercher des variétés d'endives aptes au forçage sans terre de couverture, technique qui permet de réduire la main-d'œuvre.

Les bons résultats ainsi obtenus montrent qu'il est possible de créer des variétés bien adaptées à ce mode de culture.

INTRODUCTION

L'amélioration et le maintien des variétés d'endive (*Cichorium intybus* L. var. *foliosum* BISCH) ou witloof présentent des difficultés bien connues des praticiens (VAN DAM et HUYSKES, 1970), dues à l'allogamie de l'espèce et au fait que les résultats du forçage diffèrent d'une année à l'autre.

Pour tenter de surmonter ces difficultés, on peut :

— d'une part, maintenir et multiplier les porte-graines par voie végétative ;

— d'autre part, déterminer la précocité en mesurant la longueur de l'axe floral du chicon.

Ces deux techniques de travail, appliquées en complément à la traditionnelle sélection par familles, ont abouti à la mise au point d'une méthode nouvelle permettant la recherche de variétés aptes au forçage sans terre de couverture, dont l'intérêt est la réduction de la main-d'œuvre (HUYSKES, 1963).

MATÉRIEL

Comme matériel de départ, nous avons utilisé des variétés néerlandaises adaptées au forçage avec terre de couverture (tabl. 1) ; ce matériel, lorsqu'il est forcé sans terre de couverture, forme des chicons mal serrés (fig. 1). L'amélioration est donc indispensable.

TABLEAU I

Matériel de départ utilisé pour la création de variétés pour le forçage sans terre de couverture

Nom	Précocité	Fournisseur
Vroege Mechelse	Hâtive	Rijk Zwaan's Zaadteelt en Zaadhandel, Rotterdam (nouvelle adresse : de Lier)
Mechelse Vroege	Hâtive	F. L. E. Philibert, Sommelsdijk
Romkes × *Vroege Mechelse*.	Demi-hâtive	I. V. T. Wageningen.

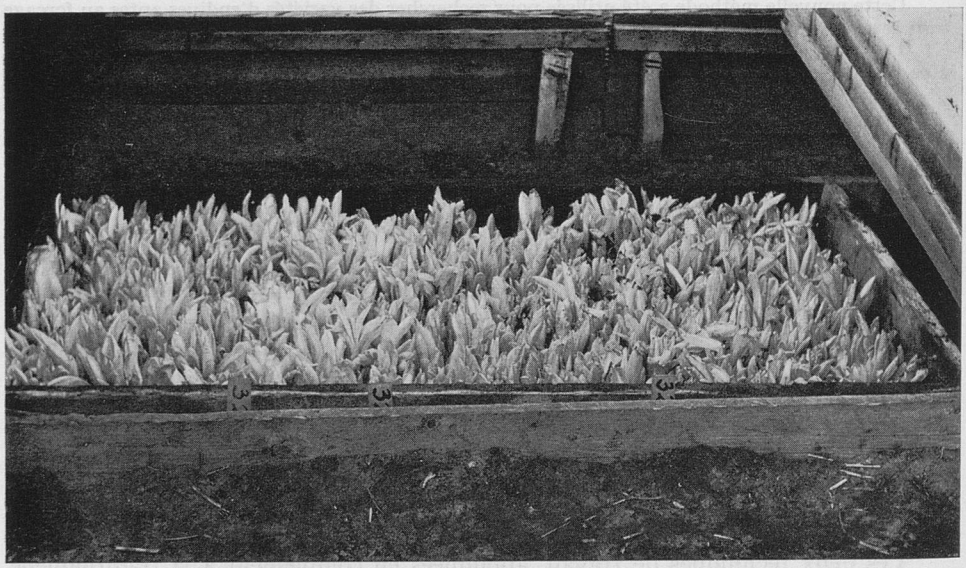


FIG. 1. — *Essai de forçage sans terre de couverture sur des variétés destinées au forçage avec terre de couverture*

Les chicons de la variété au centre sont un peu moins lâches que ceux des variétés des côtés. Photo prise le 21 novembre 1956

MÉTHODES

Méthode de forçage

Pour le forçage sans terre de couverture, la température des racines a généralement été maintenue à 18°C, et celle de l'air à 14°C. L'humidité de l'air a été élevée et l'obscurité maintenue artificiellement.

Dans la pratique on utilise maintenant des systèmes différents (HUYSKES et VAN DAM, 1970).

PRINCIPE DE L'AMÉLIORATION

Dans une fosse sans terre de couverture, telle que celle représentée sur la figure 1, on a pris le 4 février 1958 le meilleur ou plutôt le moins mauvais chicon des deux premières variétés du tableau 1.

Les deux porte-graines issus des racines de ces chicons ont été laissés côte à côte en isolement, en 1959, pour permettre leur croisement. La semence obtenue a donné des racines qui ont été forcées sans terre de couverture. Parmi les chicons produits, les meilleurs ont de nouveau été sélectionnés et leurs racines utilisées pour cultiver des porte-graines qui ont été à leur tour laissés en fécondation croisée.

Avec la production de cette semence, le deuxième cycle de sélection était terminé.

Par la suite, on a utilisé comme matériel de départ, en plus du géniteur de l'I. V. T (1) les variétés mentionnées dans le tableau 1. Le nombre des plantes sélectionnées par champ de porte-graines a varié de deux dans les premières années, puis de trois à dix plus tard. Pour un seul champ de porte-graines, nous avons toujours pris des plantes qui se ressemblaient fortement et qui avaient la même longueur d'axe. Le cycle de sélection décrit a été répété cinq fois de suite.

Sélection pour la longueur de l'axe

La sélection pour la longueur de l'axe, pourvu qu'elle soit faite d'une façon correcte, améliore l'uniformité et donne le degré de précocité désiré, ou, en d'autres termes, l'aptitude au forçage pendant une certaine période. La longueur de l'axe s'exprime en pourcentage de la longueur du chicon (pour pouvoir rapidement déterminer ce pourcentage un appareil a été construit, fig. 2). Les recherches antérieures ont montré qu'un axe long était un indice de précocité alors qu'une plante tardive avait un axe court. L'explication en est qu'une racine d'endive demande une certaine dose de froid pour le forçage, afin de pouvoir forcer de bons chicons ; trop peu ou trop de froid est nuisible (HUYSKES, 1960). Les variétés hâtives ont de faibles besoins en froid ; elles en reçoivent suffisamment en automne, et, après la mise en couche en octobre, peuvent produire un bon chicon. Par contre, les variétés tardives ont un grand besoin en froid et ne seront capables de produire un bon chicon qu'après avoir subi les basses températures hivernales (HUYSKES, 1962).

(1) I.V.T : Instituut voor de Veredeling van Tuinbouwgewassen.

En éliminant dans la sélection, les axes longs et courts, on rend le matériel plus uniforme pour la longueur de l'axe, donc pour les besoins en froid, et par conséquent, pour la précocité ou la tardiveté. Ce choix permet également d'obtenir une meilleure uniformité pour la forme du chicon (HUYSKES, 1965).

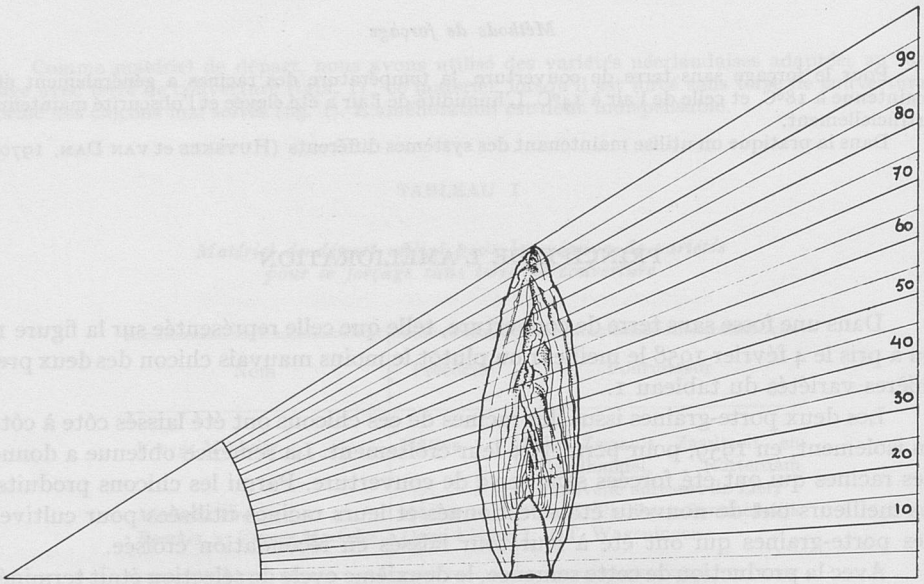


FIG. 2. — *Appareil de mesure de l'axe floral en verre Plexi transparent, avec des lignes et des chiffres gravés*
La longueur relative de l'axe du chicon coupé en deux est de 25 p. 100, lisible sur la graduation à droite

Bouturage des porte-graines

Pour pouvoir stabiliser les résultats de la sélection, on a utilisé la multiplication végétative. Ainsi on obtient, à partir d'une seule racine, beaucoup de plantes bouturées, et il est possible de perpétuer le clone indéfiniment en le rebouturant de temps en temps. Avec ces clones, on peut chaque année produire des semences de composition génétique constante.

La méthode de bouturage consiste à laisser les racines élites former des pousses à partir des bourgeons axillaires encore présents sur le collet de la racine (fig. 3). Ces pousses sont bouturées dans une bâche spéciale (fig. 4). Après l'enracinement, elles sont rempotées. Si elles sont ensuite placées à des températures de 15°C et davantage, elles restent végétatives. Par contre, les températures basses, (quelques degrés au-dessus de zéro), ont un effet vernalisant, qui permet la production de semences. Cette méthode de bouturage, mise au point à l'I. V. T., a été décrite en détail par VAN DAM et HUYSKES (1970).

Production de semences

Pour la production de semences, un certain nombre de clones ont été placés ensemble dans un champ de porte-graines bien isolé où ils pouvaient donc s'interféconder. La semence de chaque clone, appelée F_1, a été récoltée séparément et les

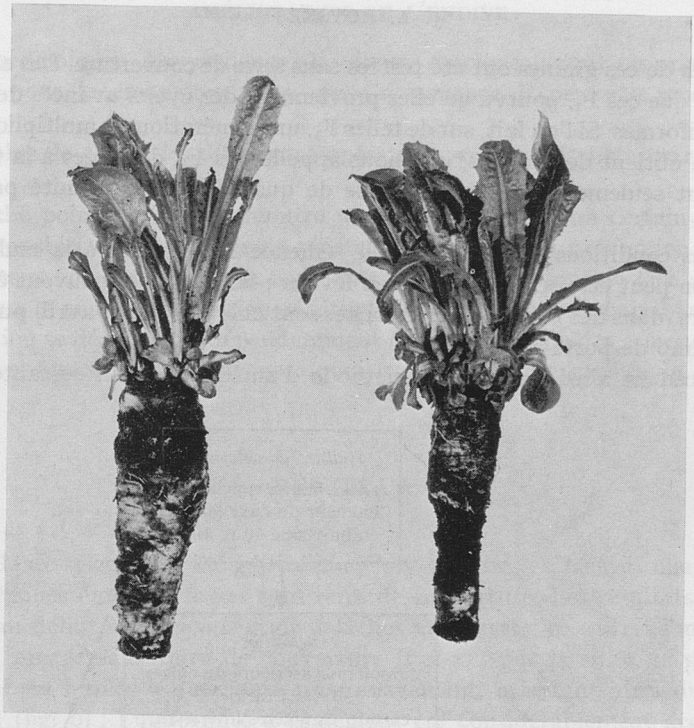


FIG. 3. — *Formation de pousses sur des racines élites à partir des boutons latéraux déjà présents*

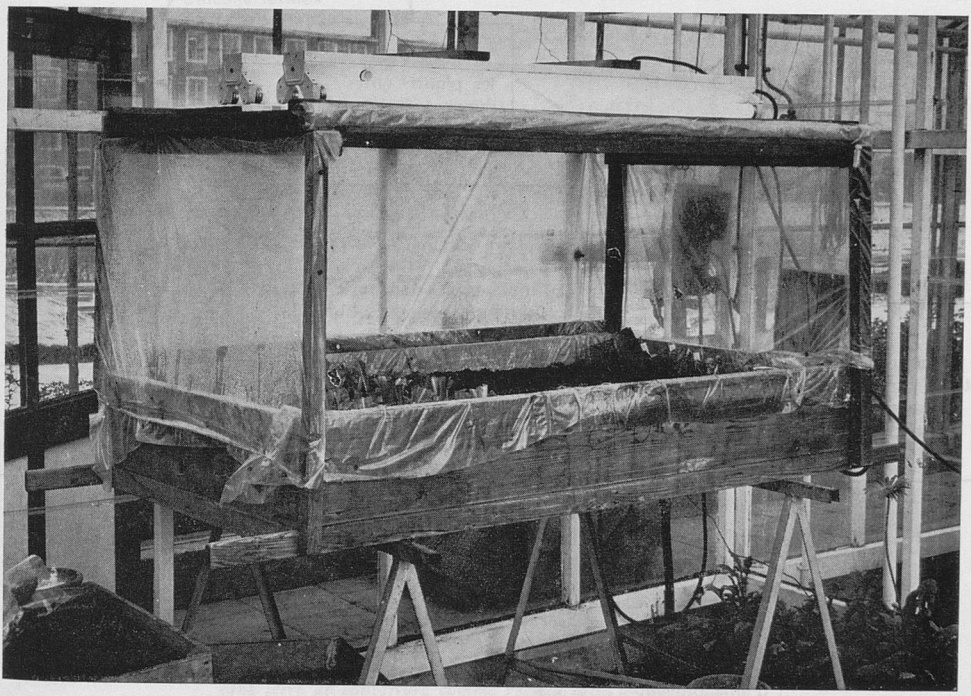


FIG. 4. — *Bâche à bouturage, avec chaleur de fond, éclairage supplémentaire et tente en plastique transparent*

racines issues de ces graines ont été testées sans terre de couverture. Des expériences ont montré que ces F_1, pourvu qu'elles proviennent des cycles avancés de sélection, sont très uniformes. Si l'on fait, sur de telles F_1, une génération de multiplication sans sélection, on obtient des graines, que nous appellerons F_2, destinées à la vente ; ces F_2 présentent seulement une légère baisse de qualité et d'uniformité par rapport aux F_1.

Dans les conditions néerlandaises, la semence F_1 destinée à la multiplication sans sélection peut être semée en serre en février ; les plantules peuvent être vernalisées en mars (dans des bâches dont les vitres sont enlevées début avril) puis plantées dans un champ de porte-graines.

En procédant ainsi, on rend la méthode d'amélioration intéressante au point

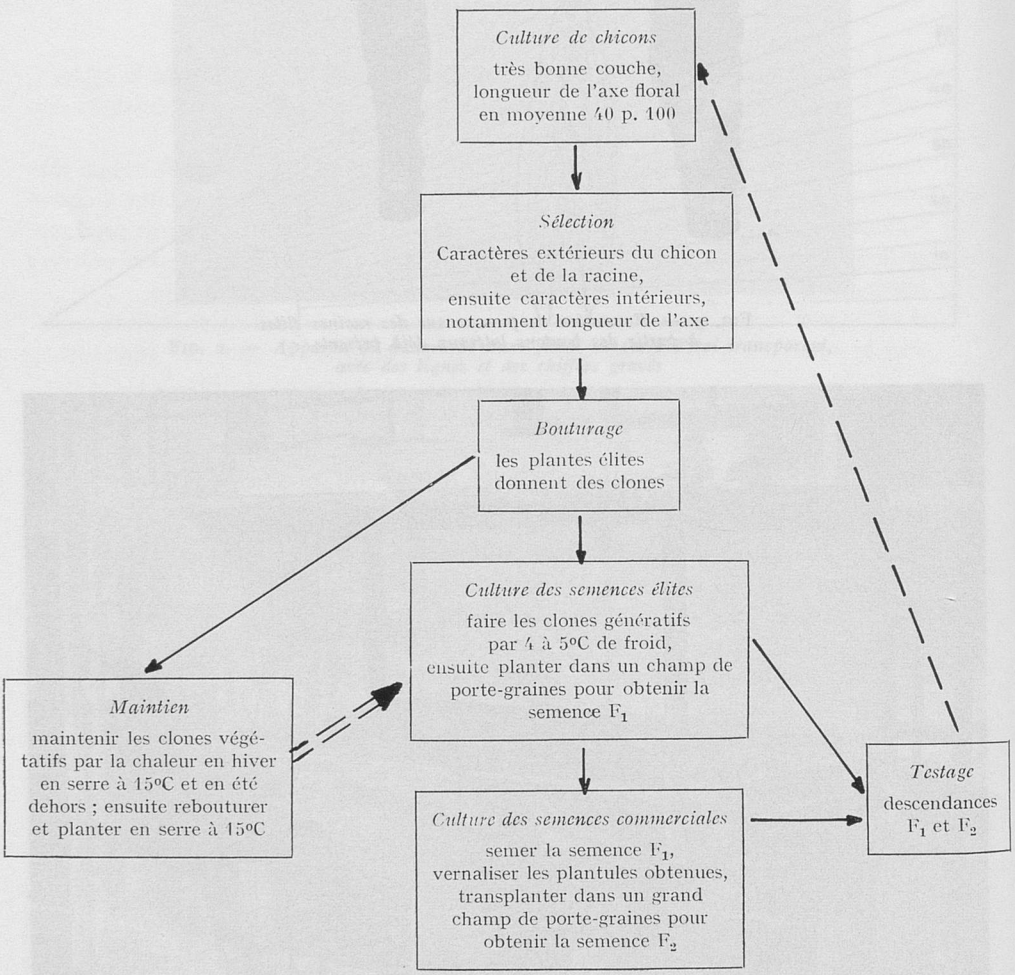


FIG. 5. — *Schéma d'amélioration de l'endive*

Si besoin est { répéter le cycle d'amélioration ; ——→
répéter la culture des semences élites ou faire de nouvelles combinaisons pour fins d'amélioration. = = =►

de vue économique. La semence F_1 issue de clones aurait un prix de revient trop élevé pour le commerce, alors que la semence F_2 peut être produite à bon marché.

Pour plus de clarté, les différentes opérations sont représentées par un schéma (fig. 5).

La flèche pointillée double montre que si l'on possède un certain nombre de clones convenables il est possible de répéter indéfiniment la production des mêmes graines élites et commerciales. Par conséquent, la semence fournie aux agriculteurs aura toujours la même composition génétique, ce qui est très souhaitable. Les cycles d'amélioration se déroulent indépendamment de la production des semences, et cette séparation est forcément avantageuse. (pour les détails de cette méthode, voir HUYSKES, 1970).

RÉSULTATS

Le cycle de sélection a été répété cinq fois de suite, en testant chaque fois les familles obtenues dans des fosses sans terre de couverture. Les résultats ont été les suivants : au début des chicons étaient lâches et ouverts, ce qui est l'inconvénient majeur du forçage sans terre de couverture (fig. 1) ; par la suite, le pourcentage de chicons bien fermés a augmenté progressivement, attestant ainsi du succès de la sélection (fig. 6) ; l'uniformité a également été considérablement accrue.

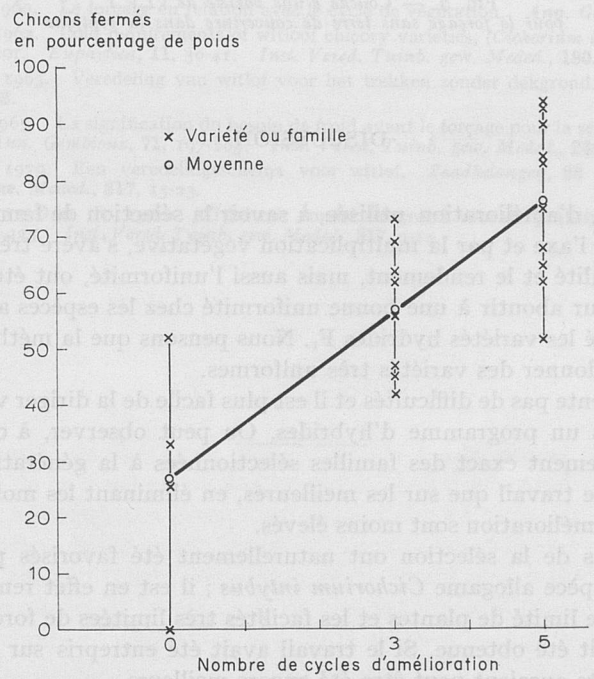


FIG. 6. — *Augmentation du pourcentage de chicons fermés dans le forçage sans terre de couverture comme résultat de l'amélioration*

La figure 7 montre le niveau atteint, qu'il est bon de comparer avec le matériel de départ (fig. 1).

La valeur qualitative est maintenant sensiblement égale à celle des meilleures variétés pour forçage avec terre de couverture. De plus, le rendement des couches couvertes de terre est dépassé de 10 à 20 p. 100 (HUYSKES, 1970 et HUYSKES et VAN DAM, 1970). Il faudra voir si la qualité et le rendement augmentent encore dans l'avenir. La multiplication du matériel élite a généralement répondu aux espérances, une seule famille s'est montrée sans intérêt.

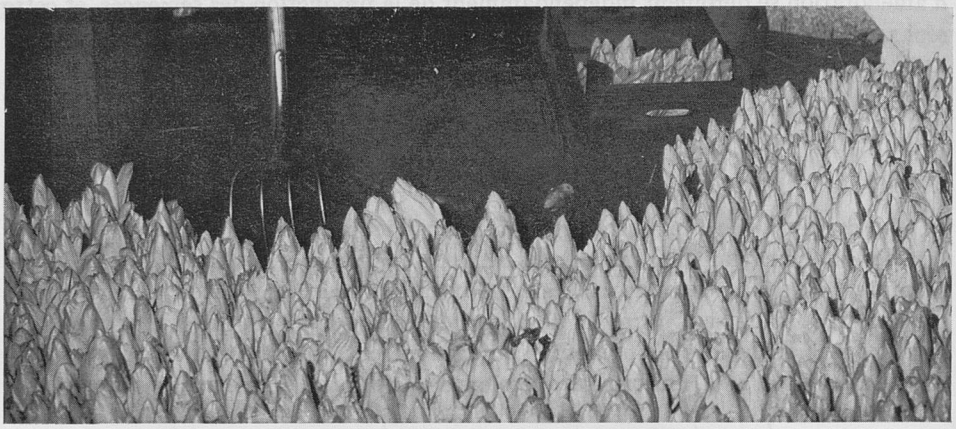


FIG. 7. — *Couche d'une variété de l'I.V.T. pour le forçage sans terre de couverture dans la pratique*

DISCUSSION

La méthode d'amélioration utilisée, à savoir la sélection de familles complétée par la mesure de l'axe et par la multiplication végétative, s'avère très efficace. Non seulement la qualité et le rendement, mais aussi l'uniformité, ont été considérablement accrus. Pour aboutir à une bonne uniformité chez les espèces allogames, on a souvent préconisé les variétés hydrides F_1. Nous pensons que la méthode décrite ici peut également donner des variétés très uniformes.

Elle ne présente pas de difficultés et il est plus facile de la diriger vers un objectif spécial que dans un programme d'hybrides. On peut observer, à chaque génération, le comportement exact des familles sélectionnées à la génération précédente et ne continuer le travail que sur les meilleures, en éliminant les moins bonnes. De plus, les frais d'amélioration sont moins élevés.

Les résultats de la sélection ont naturellement été favorisés par la richesse génétique de l'espèce allogame *Cichorium intybus* ; il est en effet remarquable que, malgré le nombre limité de plantes et les facilités très limitées de forçage, une amélioration nette ait été obtenue. Si le travail avait été entrepris sur une base plus large, les résultats auraient peut-être été encore meilleurs.

Enfin, notons encore que le forçage sans terre de couverture offre, pour la culture

de l'endive, des perspectives intéressantes qui sont maintenant connues dans la pratique. Ce progrès n'aurait pas été possible sans sélection.

Reçu pour publication en avril 1972.

SUMMARY

A NEW METHOD OF BREEDING WITLOOF CHICORY

The breeding of the allogamous witloof chicory appears to present difficulties in practice. To solve these difficulties the method of the so-called family selection has been improved by applying vegetative propagation and measuring the length of the stalk in the heads of elite plants. The length of the flower stalk was found to be a measure of earliness, which is an important selection criterion. The method has been applied in breeding witloof chicory for suitability to forcing without soil covering. This was thought to be desirable, in order to be able to reduce the heavy labour requirements of witloof forcing.

This breeding method has proved satisfactory. As a result, varieties have been developed which make forcing without soil covering attractive for the growers.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DAM R., VAN HUYSKES J. A., 1970. Het stekken van witlof. *Zaadbelangen*, **24** (8), 156-158. *Inst. Vered. Tuinb. gew. Meded.*, **317**, 3-7.

HUYSKES J. A., 1960. Le forçage en relation avec le cycle de végétation. *Ann. Gembloux*, **66**, 121-138.

HUYSKES J. A., 1962. Cold requirements of witloof chicory varieties, (*Cichorium intybus* L.) as a yield determining factor. *Euphytica*, **11**, 36-41. *Inst. Vered. Tuinb. gew. Meded.*, **180**.

HUYSKES J. A., 1963. Veredeling van witlof voor het trekken zonder dekgrond. *Inst. Vered. Tuinb. gew., Meded.*, **202**.

HUYSKES J. A., 1965. La signification du besoin de froid avant le forçage pour la sélection de la chicorée de Bruxelles. *Ann. Gembloux*, **71**, 197-209. *Inst. Vered. Tuinb. gew. Meded.*, **246**.

HUYSKES J. A., 1970. Een veredelingsschema voor witlof. *Zaadbelangen*, **28** (15), 314-217. *Inst. Vered. Tuinb. gew. Meded.*, **317**, 15-23.

HUYSKES J. A., VAN DAM R., 1970. Witloftrek zonder dekgrond voor de praktijk. *Bedrijfsontwikkeling*, **24** (11), 223-225. *Inst. Vered. Tuinb. gew. Meded.*, **317**, 9-14.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (3), 311-319.

NOTE

POSSIBILITÉS DE CONTRÔLE DE L'IDENTITÉ VARIÉTALE DU TRÈFLE BLANC (*TRIFOLIUM REPENS* L.) EN CONDITIONS CONTRÔLÉES

Marie-Thérèse CHESNEAUX

Groupe d'Étude et de Contrôle des Variétés et des Semences, I. N. R. A., Domaine de la Minière - Guyancourt 78000 Versailles

RÉSUMÉ

Dix-neuf variétés de Trèfle blanc inscrites au Catalogue français ont été étudiées en serre. Il a été possible de les différencier d'après les caractères suivants : fréquence des plantes portant une marque foliaire blanche, une marque anthocyanée, ou dégageant de l'acide cyanhydrique.

Après la description des techniques et des méthodes, un tableau récapitulatif des résultats est discuté et une orientation vers des tests nouveaux est suggérée.

Mots clés : *identification variétale, Trèfle blanc.*

I. — INTRODUCTION

Dans le cadre du Catalogue officiel français des espèces et variétés de plantes fourragères et de la certification des semences, il s'est avéré indispensable de définir les critères morphologiques permettant d'identifier les variétés.

L'observation classique des plantes isolées cultivées au champ donne des résultats satisfaisants pour la majorité des espèces, mais elle est soumise à de nombreux aléas, climatiques ou autres, et les résultats ne sont généralement pas connus avant la fin de la seconde année de végétation, la plupart des observations ne pouvant être faites l'année d'implantation.

La mise au point de techniques appropriées a rendu possible l'identification

variétale, au stade jeune et en conditions contrôlées, chez certaines espèces. Le Trèfle blanc (*Trifolium repens* L.) a été expérimenté dans ce sens. Les résultats montrent que les plantes observées présentaient les caractères morphologiques et physiologiques caractéristiques de cette espèce.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les dix-neuf variétés de Trèfle blanc françaises et étrangères inscrites au Catalogue français ont été étudiées en serre au cours des années 1970 et 1971, en utilisant le lot de semences déposé lors de la demande d'inscription.

Chaque variété est cultivée en terrines, sur vermiculite numéro 3, dans des bacs permettant l'arrosage par sub-irrigation avec une solution nutritive. Un éclairage d'appoint de 15 000 lux environ est apporté pendant 16 heures, la température de la serre est maintenue à un minimum de 20°C. Les observations effectuées au stade 4 feuilles ont porté sur 350 à 400 plantes pour chaque variété et les résultats ont été vérifiés par semis d'une deuxième série d'essais dans des conditions identiques. L'analyse des données n'a révélé aucun effet répétition au seuil 0,01.

Les caractères observés sont :

— présence ou absence de marques foliaires blanches,
— présence ou absence de taches anthocyanées sur les feuilles,
— réaction du papier picro-sodé révélant la présence ou l'absence d'un dégagement d'acide cyanhydrique par hydrolyse des glucosides cyanogènes.

L'ensemble des caractères est exprimé en pourcentage de plantes chez lesquelles le caractère considéré est présent.

III. — INFLUENCE DES CONDITIONS CONTRÔLÉES SUR L'EXTÉRIORISATION DES CARACTÈRES

A. — *Marques foliaires blanches*

L'observation de ce caractère, décrit à plusieurs reprises, est très simple, puisque nous avons retenu de ne noter que les deux catégories « présence » ou « absence », dont l'extériorisation ne semble pas influencée par le milieu. A l'avenir, il serait cependant possible de tenir compte soit de la forme de la marque blanche, soit de sa surface et de la position qu'elle occupe sur la foliole, afin d'augmenter le pouvoir discriminant de ce caractère.

B. — *Taches anthocyanées*

Certaines variétés de Trèfle blanc présentent des taches d'anthocyane plus ou moins nombreuses réparties au hasard sur le limbe des folioles. Ce caractère ne devient observable qu'à partir de la troisième ou quatrième feuille et il apparaît d'autant mieux que l'intensité lumineuse à laquelle est soumise la culture est plus forte. En champ, il n'est donc observable qu'en été et par forte luminosité.

Le tableau 1 permet une comparaison des résultats obtenus en serre avec ceux obtenus en champ.

TABLEAU 1

Pourcentage de plantes présentant des taches d'anthocyane

Variétés	Observations en champ	Observations en serre	
		1er essai	2e essai
Aberystwyth S 100	0	28,2	26,5
Aberystwyth S 184	0	24,1	25,2
Crau	16,0	22,8	20,6
Daeno	6,0	12,7	16,2
Kersey	8,0	67,8	58,9
Vaccarès	0	2,5	3,3

TABLEAU 2

A. — *Intensité de la réaction du papier picro-sodé*
(exemple portant sur les feuilles d'un stolon)

Position de la feuille sur le stolon	1re	2e	3e	4e	5e	6e	7e	8e	9e	10e
Référence du code des couleurs RHS	↓ 21 C	↓ 24 A	↓ 22 B	↓ 21 C	↓ 22 A	↓ 21 C	↓ 24 A	↓ 22 B	↓ 22 B	↓ 22 A
Groupe	jaune-orange	orange	jaune-orange	jaune-orange	jaune-orange	jaune-orange	orange	jaune-orange	jaune-orange	jaune-orange

B. — *Évolution de la réaction suivant l'âge de la feuille*
(semis du 8-8-70)

Variété	Date de prélèvement					
	10-9-70		17-9-70		24-9-70	
	Réf. RHS	Groupe	Réf. RHS	Groupe	Réf. RHS	Groupe
Aberystwyth S 100						
Plante 1	22 B	jaune-orange	22 B	jaune-orange	22 B	jaune-orange
Plante 2	21 C		21 C		21 C	
Plante 3	22 D		22 D		22 D	
Crau						
Plante 1	22 A	jaune-orange	22 A	jaune-orange	22 A	jaune-orange
Plante 2	21 C		21 C		21 C	
Plante 3	15 C		15 C		15 C	

C. — *Acide cyanhydrique*

Ce test est réalisé à l'aide du papier picro-sodé de Guignard. La technique adoptée consiste à placer une bandelette de papier réactif en suspension dans un tube de verre soigneusement bouché contenant des folioles de trèfle blanc préalablement froissées et anesthésiées par une goutte de toluène. Les tissus des folioles contenant des glucosides cyanogènes et les enzymes permettant leur hydrolyse libèrent l'acide cyanhydrique qui fait virer le papier réactif du jaune à une gamme de coloration allant du jaune orangé au rouge brique foncé. Cette réaction est stabilisée après passage des tubes pendant 24 heures dans une étuve obscure à 25°C. Au moins en conditions contrôlées, le niveau de prélèvement de la feuille sur la plante ainsi que l'âge de la feuille ne semblent pas avoir d'incidence sur le lecture de la réaction (tabl. 2).

Par contre, une quantité trop réduite de tissu foliaire rend la lecture de plus en plus difficile comme le montre le tableau 3.

TABLEAU 3

Influence de la quantité de tissus foliaires sur l'intensité de la réaction du papier picro-sodé

(variété *Kersey*)

	Nombre de folioles	Surface foliaire approximative (mm^2)	Réf. RHS	Groupe
Plante 1	3	1 425	35 A	rouge
	2	1 060	24 A	orange
	1	530	21 C	jaune-orange
	1/2	190	22 B	jaune-orange
	1/4	90	15 D	jaune-orange
Plante 2	3	2 590	35 A	rouge
	2	920	24 A	orange
	1	460	22 A	jaune-orange
	1/2	220	22 C	jaune-orange
	1/4	110	15 D	jaune-orange
Plante 3	3	1 940	35 B	rouge
	2	840	24 A	orange
	1	420	21 C	jaune-orange
	1/2	240	22 D	jaune-orange
	1/4	120	15 C	jaune-orange

Pour ce caractère comme pour le précédent, la culture en conditions de serre est très favorable car elle permet un développement plus homogène des plantes et le prélèvement de feuilles à n'importe quelle période de l'année.

IV. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

L'ensemble des résultats portant sur dix-neuf variétés est indiqué dans le tableau 4. Pour chaque caractère figure le pourcentage de plantes présentant ce caractère et l'écart-type correspondant. On remarquera que la fréquence de chaque caractère couvre sensiblement la totalité de la gamme de variation possible (0 à 90 ou 100 p. 100) pour l'ensemble des variétés.

TABLEAU 4

Résultats des essais

Variétés	Effectif	Présence de marques blanches (% des plantes)		Présence de marques anthocyanées (% des plantes)		Test HCN = Réaction positive du papier picro-sodé (% des plantes)	
		$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ
Aberystwyth S 100	786	2,0	0,5	27,3	1,59	79,2	1,45
Aberystwyth S 184	679	69,1	1,77	24,6	1,65	25,5	1,67
Armada	839	56,3	1,71	26,0	1,51	0	
Barbian	781	68,9	1,65	40,4	1,75	22,5	1,49
Crau	677	93,2	0,96	21,7	1,58	77,5	1,60
Cultura	701	75,3	1,63	23,6	1,60	0	
Daeno	739	54,5	2,02	14,4	1,29	0	
Grasslands Huia	833	95,7	0,70	17,2	1,35	72,6	1,30
NFG Gigant	793	1,0	0,35	3,9	0,68	0	
Kersey.....	802	97,7	0,53	63,4	1,74	78,4	1,45
Ovçak	763	67,0	1,70	32,2	1,69	9,4	1,06
Podkowa	752	63,8	1,75	35,3	1,74	1,6	0,46
Regal.....	714	77,0	1,57	44,8	1,86	3,9	0,72
Major	765	10,1	1,09	0		100	
Szarvasi	702	85,0	1,35	8,9	1,07	0	
Tregor	717	60,2	1,83	6,1	0,89	38,3	1,82
Trévise	748	100		51,9	1,82	67,1	1,71
Vaccarès	759	98,6	0,43	2,9	0,61	72,1	1,63

Dans le tableau 5, chaque variété est comparée avec toutes les autres pour les trois caractères étudiés. Bien que toutes les variétés aient pu être séparées de cette façon, il apparaît que, dans quelques cas, la différenciation ne porte que sur un seul caractère, ce qui met en lumière l'intérêt de la précision et du contrôle des conditions de culture, notamment lorsqu'il s'agit des taches anthocyanées. D'autre part, il conviendrait dès maintenant de rechercher d'autres caractères morphologiques ou, mieux encore, d'étudier l'utilisation de tests nouveaux tels que les infections artificielles (*Dothidella-Uromyces*). La mise au point de ces méthodes serait utile pour l'identification d'un plus grand nombre de variétés et viendrait s'ajouter aux possibilités de différenciation, dès le stade jeune, des types botaniques (sauvage, *hollandicum* et géant) par mesure des folioles.

TABLEAU 5

Comparaison des variétés deux à deux
(caractères distinctifs établis d'après les intervalles de confiance
calculés sur les effectifs observés pour un seuil de probabilité P = 0,01)

	S 184	*Armada*	*Barbian*	*Crau*	*Cultura*	*Daeno*	*Gr. Huia*	*NFG Gigant*	*Kersey*	*Ovçak*	*Podkowa*	*Regal*	*Major*	*Szarvasi*	*Tregor*	*Trévise*	*Vaccarès*
Aber. S 100	1 3	1 3	1 2 3	1 2	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3
Aber. S. 184 ...		1 3	2	1 2 3	1 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3
Armada.....			1 2 3	1 2 3	1	2	1 2 3	1 2	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2	1 2 3	1 2 3	1 2 3
Barbian				1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3
Crau					1 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3
Cultura						1 2	1 2 3	1 2	1 2 3	1 2 3	1 2 3	2 3	1 2 3	1 2	1 2 3	1 2 3	1 2 3
Daeno							1 2 3	1 2	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2	1 2 3	1 2 3	1 2 3
Gr. Huia								1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2
NFG Gigant ...									1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2	1 2 3	1 2 3	1 3
Kersey										1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	2 3
Ovçak											3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3
Podkowa												1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3
Regal													1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3
Major														1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3
Szarvasi															1 2 3	1 2 3	1 2 3
Tregor																1 2 3	1 2 3
Trevise																	1 2 3

Légende : 1. Marques blanches.
2. Marques anthocyanées.
3. HCN +.

TABLEAU 6

Regroupement des variétés d'après leurs caractéristiques

	Fréquence des marques anthocyanées	Fréquence des marques foliaires								
		Élevée			Moyenne			Faible		
		Élevée	Moyenne	Faible	Élevée	Moyenne	Faible	Élevée	Moyenne	Faible
Fréquence des Plantes dégageant de l'ac. cyanhydrique	Élevée	*Kersey Trévise*	*Crau Huia*	*Vaccarès*					*S 100*	*Major*
	Moyenne		*S 184*	*Milkanova*	*Barbian*		*Tregor*			
	Faible	*Regal*	*Armada*	*Szarvasi*	*Ovçak Podkowa*	*Cultura Daeno*				*Gigant*

Un regroupement des variétés selon les caractères observés est exprimé par le tableau 6 à triple entrée. Chaque gamme de fréquence du caractère considéré a été arbitrairement partagée en 3 parties : fréquence élevée — moyenne — faible. Ce tableau permet de constater que toutes les possibilités de discrimination des variétés de Trèfle blanc sont loin d'être épuisées, puisque de nombreuses cases sont encore libres.

V. — CONCLUSION

L'identification variétale du Trèfle blanc est donc possible en conditions contrôlées, avec les avantages suivants :

— homogénéité des plantes à observer ;
— extériorisation régulière des caractères ;
— possibilité de travailler sur un plus grand nombre d'individus, ce qui est utile dans le cas des variétés présentant des caractères voisins ;
— rapidité des tests (deux mois au maximum) ;
— indépendance vis-à-vis des facteurs climatiques ;
— reproductibilité des résultats dont la variabilité ne peut plus être imputée qu'à la variété elle-même ou aux conditions de production de semences (isolements insuffisants, mélanges au conditionnement, etc.).

Reçu pour publication en septembre 1972.

SUMMARY

POSSIBILITIES OF CONTROLLING VARIETAL IDENTITY IN WHITE CLOVER (*TRIFOLIUM REPENS* L.) UNDER ARTIFICIAL CONDITIONS

Nineteen varieties of white Clover included in the French official Catalogue were studied in glasshouse. They may be distinguished by the frequency of the following characters :

— White leaf marks.
— Anthocyanin marks.
— Release of hydrocyanic acid.

Techniques and methods are described, a recapitulative table of the results is discussed and the use of new tests is suggested.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bishop J. A., Korn M. E., 1969. Natural selection and cyanogenesis in white clover. *Heredity*, **24**, 3, 423-430.

Brewbaker J. L., Carnahan H. L., 1956. Leaf marking alleles in white clover. *J. Hered.*, **47**, 2, 103-104.

GUIGNARD L., 1916. La recherche et le dosage de l'HCN dans les Haricots. *Ann. Falsif.*, **9**, 95, 301-305.

HOVIN A. W., GIBSON P. B., 1961. A red leaf marking in white clover. *J. Hered.*, **52**, 6, 295-296.

LENOBLE M., 1970. Note sur une nouvelle marque foliaire chez le trèfle blanc. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 4, 485-487.

PANGALLO G. S., 1969. Identificazione varietale allo stadio di plantula nelle leguminose foraggere. (*Medicago sativa* L., *Trifolium pratense* L., *Trifolium repens* L.) *Sementi Elette*, **15**, 4, 396-406.

TOMASZEWSKI Z., IDZKOWSKA M., 1971. Variability and inheritance of traits in white clover. (*Trifolium repens* L.) *Biul. Inst. Hodowl. Aklimat. Rosl.*, 1-2, 49-55.

HORTICULTURAL COLOUR CHART. British Colour Council, Royal horticultural Society, 2 vol., 1966.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (3), 321-326.

NOTE

LA CULTURE DU RADIS EN CONDITIONS ARTIFICIELLES

Marie-Thérèse CHESNEAUX

Groupe d'Étude et de Contrôle des Variétés et des Semences, I. N. R. A.,
Domaine de la Minière - Guyancourt
78000 Versailles

RÉSUMÉ

Il est possible d'obtenir en 14 jours, des radis de développement normal et comparable à celui des radis de serre, de châssis ou de pleine terre.

Les conditions de culture sont :

— Une température élevée (30°C ± 1°C).
— Un éclairement continu intense de 22 000 Lux.
— Une hygrométrie de 70 p. 100.

INTRODUCTION

Dans le cadre des études préliminaires à la certification du radis, le G. E. V. E. S. a entrepris un programme d'essais ayant pour but d'observer le comportement de cette plante en conditions artificielles. Les techniques culturales traditionnelles obligent, d'une part, à travailler à la période la plus favorable de l'année (printemps, automne) et, d'autre part, à tenir compte de la distinction variétale classique : serre, châssis ou pleine terre. L'utilisation des chambres de culture, qui donne des résultats très satisfaisants pour d'autres espèces : potagères (pois), céréalières (orge), fourragères (luzerne) etc., pouvait également être envisagée pour des cultures rapides permettant une observation satisfaisante des radis. La première série d'essais a pu être réalisée grâce au concours des Éts Vilmorin qui nous ont fourni une partie de

leurs obtentions. L'excellente adaptation des variétés de radis à ces conditions artificielles a permis d'aborder d'emblée la question de l'influence de la qualité de la graine et du calibrage sur la présence des radis non tubérisés dits filiformes et sur la régularités des radis normalement tubérisés.

I. — DESCRIPTION DES CONDITIONS CULTURALES

Les essais ont été réalisés dans les chambres de culture du G. E. V. E. S., à La Minière, dans les conditions suivantes :

— Température : 30°C ± 1°C.

— Hygrométrie : 70 p. 100.

— Éclairage continu de 22 à 24 000 lux, apporté par des cadres de tubes fluorescents complétés par des ampoules à incandescence sous-voltées, le tout placé à 15 cm des plantes.

— Culture en pots plastique de 18 cm de diamètre comprenant 15 plantes placées sur vermiculite n° 3 et alimentées par sub-irrigation avec une solution nutritive distribuée automatiquement pendant 1/4 d'heure toutes les 12 heures.

— Durée des essais : 14 jours.

— Données recueillies : Nombre de feuilles,
Longueur et diamètre de la racine.
Présence d'anthocyane à la base du pétiole.
Proportion de blanc.
Nombre de filiformes.

II. — RÉSULTATS

1. — *Étude de quelques variétés*

La rapidité des essais permet d'en réaliser un très grand nombre et dès maintenant dix-sept variétés du Catalogue auxquelles s'ajoutent trois nouveautés, ont été étudiées suivant cette technique. Pour neuf d'entre elles, une comparaison a été faite entre les plantes obtenues en chambre de culture et les plantes cultivées en serre pendant deux mois dans les conditions de la pratique horticole ($\theta \pm 10°C$ sans éclairage). Les observations concernant ces essais sont regroupées dans le tableau 1.

Quelques remarques s'imposent :

a) le rapport longueur/diamètre de la racine permet d'exprimer la forme du radis ;

b) l'éclairage intense facilite l'extériorisation de l'anthocyane sur les pétioles ;

c) le développement du radis après deux mois de culture en serre est pratiquement le même que celui du radis de 14 jours, exception faite du nombre de feuilles, environ deux fois plus élevé en serre ;

d) pour le caractère diamètre de la racine, la variabilité des plantes issues de chambres de culture est moins importante, comme le montrent les variances qui sont plus faibles pour des valeurs comparables des moyennes, ce qui peut s'expliquer par la technique utilisée, les plantes étant régulièrement espacées ;

e) la présence des radis non tubérisés ne semble pas liée au mode de culture mais plutôt à la variété.

TABLEAU I

Observations morphologiques

1. — Culture en chambre de culture

Variétés	Effectif	Nombre de filiformes	Nombre de feuilles		Longueur de la racine (mm)		Diamètre de la racine (mm)		Rapport longueur/ diamètre de la racine		Nombre de radis avec anthocyane sur les pétioles	Proportion de blanc
			$\bar{x}$	σ^2	$\bar{x}$	σ^2	$\bar{x}$	σ^2	$\bar{x}$	σ^2		
Pontvil	13	2	2,61	0,51	28,9	7,69	13,9	2,56	2,15	0,71	8	1/10
Pernot	13	4	3,44	0,88	26,8	7,68	10,6	1,73	2,50	0,56	9	1/4
Sézanne	13	7	3,67	0,51	16,8	3,50	17,3	4,26	0,98	0,08	0	1/2
Dix-huit jours	14	1	4,00	0,57	42,5	9,40	13,4	2,56	3,18	0,49	9	1/4
Rond rose à bout blanc	13	0	4,76	0,83	22,4	5,41	16,2	3,30	1,41	0,35	3	1/2
Demi-long écarlate	14	2	2,92	0,79	38,7	8,83	11,8	2,04	3,31	0,64	14	1/4
Prélude	13	4	2,00	0,74	32,5	6,26	11,7	1,25	2,78	0,48	13	1/4
Rubens	14	3	2,54	0,68	31,0	8,92	11,3	2,10	2,75	0,86	6	1/10
Flamboyant	13	2	2,27	0,47	33,7	8,15	10,4	1,81	3,36	0,89	9	1/4
Gaudry	9	0	3,00	0,71	18,1	3,36	16,0	3,08	1,14	0,11	0	1/3
Rond écarlate	13	7	3,00	0,20	25,3	5,13	11,5	1,10	2,18	0,38	3	0

TABLEAU I (*suite*)

2. — Comparaison « Chambre de culture (I) — Serre (II) »

Variétés		Effectif	Nombre de filiformes	Nombre de feuilles		Longueur de la racine (mm)		Diamètre de la racine (mm)		Rapport Longueur/ diamètre de la racine		Nombre de radis avec anthocyane sur les pétioles	Proportion de blanc
				$\bar{x}$	σ^2	$\bar{x}$	σ^2	$\bar{x}$	σ^2	$\bar{x}$	σ^2		
Racer	I	13	2	2,36	0,68	19,7	3,82	15,1	2,62	1,32	2,10	0	1/3
	II	13	2	4,91	0,64	20,4	2,88	20,4	3,86	1,00	0,14	0	1/2
Saxerre	I	14	3	2,50	0,52	19,0	2,33	16,1	1,51	1,18	0,13	14	0
	II	12	2	5,00	0,66	18,4	3,33	16,1	3,00	1,14	0,36	0	0
Fladix	I	14	1	2,84	0,56	32,9	5,80	12,8	1,91	2,60	0,41	9	1/10
	II	15	4	4,82	0,75	33,5	7,85	12,7	3,35	2,72	0,73	1	1/10
Serra	I	11	3	2,25	0,46	35,2	11,04	11,0	3,29	3,31	1,01	5	1/3
	II	12	1	5,00	0	26,4	5,05	14,4	3,02	1,90	0,41	7	1/5
Carnaval	I	10	0	2,20	0,42	19,7	4,67	11,8	1,94	1,69	0,40	10	0
	II	13	2	5,41	0,86	19,8	5,45	13,6	3,35	1,52	0,50	9	0
Golo	I	12	1	2,54	0,52	24,2	4,56	10,3	1,89	2,39	0,55	8	1/3
	II	15	5	4,60	0,80	30,2	5,33	11,9	2,91	2,61	0,87	0	1/10
*7202**	I	12	0	2,50	0,52	35,9	7,80	9,6	1,51	3,80	0,94	4	1/5
	II	14	3	3,54	0,68	36,5	8,20	11,0	3,13	3,49	1,00	0	1/10
*7203**	I	11	0	3,36	0,80	31,8	6,58	9,4	1,89	3,48	1,02	8	1/4
	II	13	2	4,91	0,70	41,2	5,51	13,9	1,38	2,98	1,28	2	1/10
*7204**	I	14	6	2,50	0,66	35,2	6,43	9,9	1,46	3,56	0,47	14	1/6
	II	15	2	5,85	0,91	35,1	6,73	10,5	3,15	3,60	1,19	15	1/10

* Variétés en demande d'inscription.

2. — *Influence du calibrage*

La régularité de développment chez les radis présente un grand intérêt aussi bien pour le producteur que pour les services chargés d'observer les plantes. Il est devenu classique de considérer que la dimension de la graine a une influence relativement importante sur le développement ultérieur des plantes qui en sont issues. A partir de cette notion, un essai portant sur 2 variétés (*Rond rose* et *1/2 Long écarlate*) a été mis en place, après calibrage des graines sur tamis de 2,65 et de 2,50. Les résultats sont rassemblés dans le tableau 2, les grosses graines étant le dessus du tamis de 2,65 et les petites graines le dessous du tamis de 2,50.

Dans cet essai, on constate que le calibrage semble plus efficace pour la variété ronde dont le développement est meilleur pour les plantes issues de grosses graines. Par contre, les effectifs étaient insuffisants pour déterminer si le calibrage est susceptible de modifier le pourcentage des radis restant filiformes.

TABLEAU 2

Influence du calibrage

Variété	Catégorie	Effectif	Nombre de filiformes	Poids en grammes des racines		Nombre de feuilles		Longueur de la racine (mm)		Diamètre de la racine (mm)		Rapport longueur/ diamètre de la racine	
				$\bar{x}$	σ^2	$\bar{x}$	σ^2	$\bar{x}$	σ^2	$\bar{x}$	σ^2	$\bar{x}$	σ^2
Rond rose	Grosses graines	34	7	6,64	2,56	4,82	0,87	20,5	4,82	17,5	3,72	1,19	0,33
	Petites graines	31	4	4,08	1,63	4,16	0,36	16,5	4,75	12,7	3,35	1,35	0,42
Demi long écarlate	Grosses graines	36	5	4,10	1,57	2,12	0,70	30,8	8,14	11,9	2,57	2,59	0,57
	Petites graines	34	4	3,82	1,13	3,00	0,57	30,6	5,90	11,0	1,82	2,80	0,67

CONCLUSION

L'étude des variétés de radis se poursuit dans les conditions précédemment décrites. En premier lieu, il faut préciser les causes de la présence des radis non tubérisés. S'agit-il de l'influence du substrat, de la lumière, de la profondeur de semis, du calibrage ou d'une mauvaise sélection ? Cette étude devra évidemment être faite sur un effectif beaucoup plus important. Dans un deuxième temps, il conviendra d'établir une clé de détermination permettant l'identification variétale, à l'aide de caractères morphologiques stables et faciles à observer.

Reçu pour publication en septembre 1972.

SUMMARY

CULTIVATION OF RADISH UNDER ARTIFICIAL CONDITIONS

It is possible to obtain normally developed radishes in 14 days. They show the same aspect that radishes grown in greenhouses, in frames or in the field.

The conditions of cultivation are :

— High temperature (30°C ± 1°C).
— Continuous intensive light (22 000 Lux).
— Relative humidity of 70 p. 100.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (3), 327-330.

INFORMATIONS

SÉLECTION POUR LE RENDEMENT CHEZ LES PLANTES FOURRAGÈRES ALLOGAMES

RÉUNION DE LA SECTION « PLANTES FOURRAGÈRES » D'EUCARPIA

tenue à la
Station d'Amélioration des Plantes fourragères, Lusignan (France)
du 14 au 17 septembre 1970

Le Service d'Expérimentation et d'Information de l'I. N. R. A. a publié le recueil des communications présentées au Congrès ; 67 personnes de 18 pays différents ont travaillé sur les thèmes suivants :

— généralités sur les bases génétiques des méthodes de sélection pour di- et tétraploïdes, (2 communications)
— résultats théoriques et expérimentaux concernant des méthodes variées : effet du nombre et de la diversité des constituants sur l'évolution du rendement au cours de générations successives, effet du degré d'autofécondation, choix des composants, utilisation de la stérilité mâle,... (12 communications)
— valeur des résultats de la sélection selon la densité de peuplement : expression de la vigueur, relations entre méthodes de mesures, compétition inter- et intragénotypique, variabilité des réponses (4 communications).

Les 18 communications (258 pages) sont rédigées en anglais. Elles seront du plus grand intérêt pour les généticiens et les sélectionneurs.

Si vous souhaitez en recevoir un exemplaire, nous vous prions de faire la demande dès maintenant à :

Eucarpia
Station d'Amélioration des Plantes fourragères
86600 Lusignan (France)

et de verser la somme de 17,00 francs au compte :

Congrès Session Eucarpia
Compte nº 20.03336.5
Caisse régionale de Crédit agricole mutuel de la Vienne
Bureau de Lusignan, 86 (France)

L'envoi sera effectué dès réception du règlement.

BREEDING FOR YIELD IN CROSS FERTILIZED FORAGE PLANTS

EUCARPIA FODDER CROP SECTION

Held at
Station d'Amélioration des Plantes fourragères, Lusignan (France)
from 14 to 17th september 1970

The « Service d'Expérimentation et d'Information » of I. N. R. A. has published the Proceedings of this meeting in which 67 participants from 18 countries worked on the following subjects :
— general views on genetic basis of breeding methods for di- and tetraploids (2 papers),
— theoretical and experimental results about various methods : effect of number and diversity of components on evolution of yield in succeeding generations, effect of level of inbreeding, choice of components, use of male sterility,... (12 papers),
— value of the results of breeding according to stand density : expression of vigor, relations between methods of test, intra- and intergenotypic competition, variability of responses (4 papers).

The 18 communications (258 p.) are presented in english. It will be of great interest for geneticists and plant breeders.

If you want to receive one copy, make a request henceforth to :

Eucarpia
Station d'Amélioration des Plantes fourragères
86600 Lusignan (France)

and pay 17.00 francs to :

Congrès Session Eucarpia
Compte nº 20.03336.5
Caisse régionale de Crédit agricole mutuel de la Vienne
Bureau de Lusignan, 86 (France)

Sending will be effected as soon as money is received.

RÉUNION EUCARPIA, SECTIONS CÉRÉALES ET PHYSIOLOGIE,

tenue à Dijon du 20 au 22 octobre 1970

La Station d'Amélioration des Plantes de Dijon (I. N. R. A.) vient de publier le compte rendu de cette réunion qui rassemblait 120 participants de 17 pays autour des thèmes suivants :

— problèmes physiologiques concernant la vernalisation et le photopériodisme, la résistance au froid et à la sécheresse (10 communications)
— relations plante-maladies chez le Blé et l'Orge (6 communications)
— synthèse et qualité des protéines chez le Blé et l'Orge (8 communications)
— amélioration du Blé (2 communications)

Les communications — en anglais et en français — sont rapportées intégralement. Les problèmes sont envisagés sous leurs aspects fondamentaux, ou sous des aspects plus directement liés à l'amélioration. Cet ouvrage (375 pages) constitue un bon outil pour les physiologistes comme pour les sélectionneurs de blé ou d'orge.

Les premiers y trouveront des mises au point ou des informations nouvelles sur des questions d'intérêt général (fonctionnement, propriétés et effets du phytochrome ; nature de la vernalisation ; réponses photopériodiques chez le Blé, l'Orge et l'Avoine ; adaptation climatique des variétés ; phénomènes associés à la résistance au froid et à la sécheresse) ; les seconds trouveront des renseignements actuels sur les sources de résistance (oïdium de l'Orge, Piétin-verse du Blé), sur le développement des Fusarioses et Septorioses (Blé), sur le matériel et les techniques de sélection pour la qualité des grains (Blé et Orge), sur le comportement d'une lignée allooctoploïde (Blé) et enfin une étude de l'héritabilité des facteurs du rendement (Blé).

Cette publication est en vente au prix de 30 F TTC auprès de :

I. N. R. A. Station d'Amélioration des Plantes B. V. 1540
21034 Dijon

EUCARPIA MEETING, CEREALS AND PHYSIOLOGY SECTIONS,

held at Dijon, october 20 to 22, 1970

The « Station d'Amélioration des Plantes » of Dijon (I. N. R. A.) has published the Proceedings of this meeting in which 120 participants of 17 countries worked on the following subjects :

— *Physiological problems related to vernalization and photoperiodism, and to cold and drought resistance (10 communications).*
— *Plant diseases relations in Wheat and Barley (6 communications).*
— *Synthesis and quality of proteins in Wheat and Barley (8 communications).*
— *Wheat breeding (2 communications).*

The communications — in English and in French — are fully reported. The proceedings include fundamental studies as well as studies more related to plant breeding. Accordingly, this book (375 pages) will be of great interest to physiologists and to Wheat and Barley Breeders. Physiologists will find reviews and new information on general subjects such as mechanisms, properties and effects of phytochrome, nature of vernalization, photoperiodical responses in Wheat, Barley and Oats, climatic adaptation of varieties, processes associated with cold and drought resistance. Plant Breeders will find recent data on sources of resistance to diseases (powdery Mildew of Barley, Foot-rot of Wheat), on the development of Fusarium *and* Septoria *diseases (Wheat), on material and techniques for the breeding of grains quality (Wheat and Barley), on the behaviour of an allooctoploid line of Wheat, and, a study on the heritability of yield components (Wheat).*

This book may be purchased for : 30 F at :

I. N. R. A. Station d'Amélioration des Plantes B. V. 1540
21034 Dijon

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire;* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion* et *conclusion* ; f) *titre et résumé* en anglais ou destinéà être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.), l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume, la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit: M. Mayer, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur-Gérant : M. L. CAGNAC

Impression Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 1-1973.

Dépôt légal : 1er trimestre 1973 N° d'impression : 2132.

annales de l'amélioration des plantes

Trimestriel

1972

Vol. 22 . N° 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (4), 335-361.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'HÉRÉDITÉ DU CARACTÈRE « GRAIN NU » CHEZ L'AVOINE CULTIVÉE

C. MOULE
avec la collaboration technique de A. Le Guen

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Rennes, E. N. S. A., I. N. R. A.,
65, rue de Saint-Brieuc
35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

Après une revue des travaux réalisés sur l'hérédité du caractère « nu » chez l'Avoine depuis le début du siècle, les observations effectuées en F_1, F_2 et F_3 de six croisements entre six variétés d'avoine à grain vêtu et trois à grain nu ayant une origine génétique commune, sont présentées.

Celles-ci confirment l'intervention d'un gène principal *N* et de deux gènes secondaires N_1 et N_2 dans l'hérédité du caractère. Ces gènes sont à dominance intermédiaire.

Le gène principal *N* tend à initier à l'état homozygote dominant le caractère « nu » ; à l'état récessif, il détermine toujours le caractère « vêtu ». Les gènes N_1 et N_2 modifient par épistasie, à l'état homozygote, l'expression du gène principal.

Par ailleurs, l'influence du parent « vêtu », à parent « nu » identique, sur la disjonction phénotypique F_2 a été mise en évidence. Réciproquement, la variabilité des F_2 et F_3 observée entre les trois groupes de croisements tend à démontrer l'influence du parent « nu ».

Les conséquences quant aux méthodes de sélection de l'avoine à grain nu sont discutées.

Mots-clés : *hérédité, épistasie, grain nu, Avoine.*

INTRODUCTION

Le caractère « vêtu » du grain de l'Avoine cultivée (*A. sativa* L., plus rarement, en Europe, *A. byzantina* Koch), lui confère une faible valeur énergétique : comparativement à l'Orge (1 unité fourragère par kg), au Maïs (1,15 UF par kg), l'Avoine n'apporte que 0,80 UF par kg d'aliment. Or ceci constitue l'une des raisons d'abandon

de cette culture en Europe de l'Ouest. Son utilisateur traditionnel, le cheval, ayant considérablement diminué en nombre, l'Avoine n'a pas, faute d'une valeur énergétique suffisante, trouvé d'autres débouchés zootechniques : lorsqu'elle entre dans quelques aliments composés, c'est toujours en très faibles quantités comparativement à l'Orge ou au Maïs et c'est souvent en tant que source de cellulose ou comme facteur d'appétence. Par voie de conséquence, l'Avoine est totalement ignorée dans le marché européen céréalier.

L'amélioration génétique de cette espèce doit donc désormais viser à une modification fondamentale de la composition du grain. Le caractère « grain nu » apporté par *A. nuda* L. offre effectivement cette possibilité.

Chez cette espèce très proche de *A. sativa*, à $2n = 42$ chromosomes comme cette dernière, l'épillet est multiflore (4 à 7 fleurs) ; le rachillet est très allongé de sorte que les fleurs restent très espacées et surtout les glumelles très amples ont la même texture que les glumes : très fines et souples elles se séparent du caryopse au battage. Seul donc ce dernier est récolté. La glumelle étant essentiellement riche en cellulose, la valeur énergétique et protéique du produit obtenu devient bien supérieure à celle d'une avoine à grain vêtu et même d'une orge ; sur le plan énergétique, elle est du même ordre que celle d'un maïs et, sur le plan protéique, quantitativement et qualitativement, elle lui est très supérieure.

Des travaux visant à la création de variétés améliorées d'avoine à grain nu furent entrepris avant 1939 aux U. S. A., au Canada, en Pologne, en Allemagne. Quelques variétés : *Nakota*, *Liberty*, *Laurel*, figurent parmi les premières obtentions américaines. Des recherches ont été entreprises plus récemment en Allemagne (Kittlitz), en Angleterre (Jenkins, Boland), en Belgique (Clamot), au Canada (Zillinsky), en Pologne (Ruszkowski). En France, des travaux furent entrepris dans ce domaine par l'I. N. R. A. en 1945. Depuis 1960, ceux-ci ont pris un certain développement. Une variété *Nuprime* a été obtenue en 1966.

La connaissance de l'hérédité du caractère « grain nu » constitue un élément important pour le choix de la méthode de sélection à lui appliquer. Dans ce mémoire, nous présentons, outre des données bibliographiques, les observations que nous avons pu rassembler sur cette hérédité à l'occasion de quelques croisements Avoine vêtue × Avoine nue que nous avons réalisés.

I. — DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES

Les premiers travaux relatifs à l'hérédité du caractère « grain nu » datent du début du siècle.

Norton (1907) a été, selon Love et Mac Rostie, le premier chercheur à hybrider, aux États-Unis, *A. nuda* et *A. sativa*, et à décrire les caractéristiques des premières générations. Norton observe que les panicules des plantes F_1 sont « nues » au sommet et « vêtues » à la base. A la seconde génération, il dénombre un quart de descendants typiquement « nu », un quart « vêtu » et la moitié intermédiaire comme la F_1.

Von Tschermak (1910), selon Zinn et Surface, observe que le caractère « nu » est dominant et complètement lié à l'aspect multiflore de l'épillet. En F_2, il obtient des ségrégeants « nus », intermédiaires et « vêtus ».

GAINES (1917) obtient quelques disjonctions du type 1-2-1. Cependant l'auteur note que généralement il y a un léger excès de plantes à grains vêtus, également le pourcentage de grains nus est irrégulier entre les croisements ; enfin les types intermédiaires présentent une grande variation : certaines plantes ne présentent qu'un à deux épillets à grains nus, d'autres, au contraire, ne portent que quelques épillets à grains vêtus.

ZINN et SURFACE (1917) présentent les résultats d'un croisement *A. sativa* × *A. nuda* qui confirment dans l'ensemble ceux de GAINES. LOVE et Mac ROSTIE (1919) ont effectué une étude particulièrement détaillée de plusieurs croisements entre une même avoine nue, plusieurs avoines vêtues et une folle-avoine (*A. fatua*). Les auteurs concluent à l'action d'un gène principal sur la ségrégation grain nu-grain vêtu. Cependant la relation existant entre le pourcentage de grain vêtu chez les types intermédiaires et celui de leurs descendances les conduit à envisager l'intervention de facteurs héréditaires secondaires.

REED (1925) étudie la descendance d'un croisement entre une avoine nue et une lignée de *Black Mesdag*. La F_1 porte des épillets multiflores avec des grains nus : il y a absence complète d'épillets intermédiaires, contrairement à ce qu'ont observé les autres auteurs ; par contre ce type d'épillets intermédiaire apparaît sur certaines plantes F_2. Dans ce cas, les épillets terminaux de la panicule sont multiflores tandis que ceux de la base sont à grains vêtus ; les épillets intermédiaires sont à grains nus sur les fleurs de base et à grains vêtus au sommet. L'auteur conclut à la récessivité du caractère « vêtu » et à l'existence d'une seule paire allélique.

LEBEDEFF (1930) présente les résultats de plusieurs croisements. Les panicules des F_1 portent des épillets de type « nu », « intermédiaire », et « vêtu » dans différentes proportions. Une déficience considérable de types « nus », dans certaines F_2, par rapport à une ségrégation monohybride, conduit l'auteur à considérer que trois couples de gènes au moins interviennent.

CHOU (1932) analysant un croisement « nu × vêtu », constate que la F_1 est à grain nu. En F_2, les types « vêtus » apparaissent dans la proportion d'un quart. Cependant la distribution 1-2-1 ne peut être démontrée, les types « nus » étant trop fréquents, indiquant que certains d'entre eux sont hétérozygotes ; dans le groupe intermédiaire une grande gamme de variation est observée, allant de 5 à 90 p. 100 de grains vêtus. L'auteur trouve par ailleurs une forte corrélation entre le pourcentage de grains nus sur les plantes hétérozygotes et le pourcentage de plantes, dans leurs descendances, de type « nu » ou « intermédiaire ». L'auteur conclut à l'existence d'un couple de gênes principaux et de facteurs multiples secondaires dont il ne précise pas le nombre ; facteurs favorisant la production d'une majorité de grains nus quand ils sont dominants et de grains vêtus lorsqu'ils sont récessifs.

MARTZENITZYNA (1950) démontre par une série d'expérience sur les conditions de nutrition et d'éclairement, que l'expression du caractère « grain nu » et intermédiaire est considérablement influencée par le milieu, notamment la photopériode. Nous présentons au tableau 1 les ségrégations observées par l'auteur en F_2, pour quatre croisements, selon les conditions de milieu.

D'après cet auteur, une même plante hybride peut selon les conditions de milieu, être de type intermédiaire ou porter des panicules entièrement à grains nus ou à grains vêtus. Une nutrition abondante et une photopériode de courte durée sont des conditions favorables à l'extériorisation du caractère « nu ».

COFFMAN (1964) rapporte que l'apparition de plantes à grain nu n'est pas très rare dans les croisements incluant l'espèce *A. byzantina*. Les ségrégations alors observées sont du type du 63 vêtus — 1 nu.

JENKINS (1967) confirme que des types « nus » apparaissent quelquefois dans des descendances de croisements inter- et intraspécifiques et que l'on en obtient également après traitement mutagène de variétés à grain vêtu : à Cambridge, en 1967, JENKINS a trouvé dans une population M_2 de 2 300 lignes de la variété *Condor*, traitée au méthane sulfonate d'éthyle, six lignées contenant des mutants à grain nu.

TABLEAU I

(D'après MARTZENITZYNA, 1950)

Photopériode	Sol	Nu	Interméd.	Vêtu	Nu	Interméd.	Vêtu
		Mirage × *Pionnier*			*Pionnier* × *Mirage*		
Jour long	Sable + Terre	4	12	3	1	12	3
	Terreau fertilisé	0	15	5	3	15	0
Jour 13 h	Sable + Terre	15	1	5	11	2	7
	Terreau fertilisé	12	5	3	10	6	3
		Pluie d'or × *Favori*			*Pionnier* × *Favori*		
Jour long	Sable + Terre	1	16	11	3	17	7
	Terreau fertilisé	3	20	4	4	13	5
Jour 13 h	Sable + Terre	10	12	6	12	4	9
	Terreau fertilisé	9	14	4	11	12	3

CLAMOT (1969) a effectué une étude très détaillée de l'hérédité du caractère « nu » dans deux croisements de la variété *Nuprime* avec deux avoines à grain vêtu. L'auteur confirme que le caractère « nu » est conditionné par un gène principal à dominance complète. Mais il met en évidence l'existence de gènes secondaires dont l'action se traduit par un remaniement plus ou moins profond du phénotype : deux gènes secondaires semblent intervenir dans l'un des croisements tandis qu'un troisième paraît impliqué dans l'autre. D'une façon générale, ces gènes accentuent le caractère « nu » quand ils sont à l'état dominant. De cette étude, l'auteur conclut que le choix du géniteur « vêtu » peut influencer la ségrégation « grain nu — grain vêtu ». D'autre part, il est possible de sélectionner des formes d'avoine homozygotes intermédiaires présentant à la fois des grains nus et des grains vêtus.

De ces divers travaux réalisés depuis le début du siècle. il ressort que l'hérédité du caractère « nu » est conditionnée par un gène principal à dominance incomplète, et deux à trois autres gènes secondaires. L'extériorisation du caractère « nu » serait également influencée par le milieu.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Notre étude a porté sur six croisements faisant intervenir trois lignées à grain nu et six à grain vêtu.

Lignées à grain nu	Lignées à grain vêtu
Laurel	*Ariane; Ownward*
Nuprime	(*Rouge d'Algérie* × *Ariane*) *187-4*
(*Laurel* × *Ariane*) × (*Bonham* × *Ariane*) *53-4*	*Starlette de Moyencourt*
	Manod; Padarn

La variété *Nuprime* étant issue du croisement *Laurel* × *Ariane* et la lignée *53-4* dérivant elle-même d'une lignée-sœur de *Nuprime*, les gènes « grain nu » portés par les 3 parents « grain nu » de ces croisements doivent être les mêmes. Cependant *Nuprime* et *53-4* peuvent occasionnellement, certaines années, présenter un très faible pourcentage de grains vêtus (1-2 p. 100).

Dans tous les croisements la variété à grain vêtu a été choisie comme femelle. Les croisements réciproques n'ont pas été effectués.

Les générations F_1, F_2 et F_3 ont été cultivées successivement en plein champ. Un effectif variant de 350 à 1 500 plantes selon le croisement a été récolté et étudié en F_2. Un échantillon des descendances F_3 de chaque catégorie de plantes F_2 a été semé sur des lignes de 1,50 m, à raison de 20 à 30 plantes par ligne.

Pour chaque F_2 et chaque descendance F_3 trois types de plantes ont été distingués après battage au laboratoire.

— le type « nu », à 100 p. 100 de grains nus ou présentant un pourcentage de grains vêtus du même ordre que le parent à grain nu (2 p. 100 maximum).
— le type « mi-nu » caractérisé par un mélange, en proportions très variables, de grains nus et vêtus.
— le type « vêtu », à 100 p. 100 de grains vêtus ou présentant un pourcentage d'amandes « nues » du même ordre que le parent « vêtu » (1 p. 100 maximum).

III. — RÉSULTATS

A. — Caractéristiques de la génération F_1

Chez les six croisements observés, les plantes F_1 se sont toujours caractérisées par la présence, sur une même panicule, de trois types d'épillets :

— les uns situés généralement au sommet de la panicule, ou des racèmes supérieurs, multiflores, porteurs uniquement de grains nus : épillets typiques d'*A. nuda*.
— les autres porteurs à la base de grains nus (premier grain) et au sommet de grains vêtus (2e ou 3e grains), c'est-à-dire, de type mi-nu.

Ces épillets sont généralement situés dans la partie médiane de la panicule.

— d'autres enfin porteurs uniquement de grains vêtus et généralement situés à la base de la panicule et de chaque racème.

Les proportions de ces trois types d'épillets sont assez variables d'une talle à l'autre. En général le maître-brin présente un plus fort pourcentage de grains nus, les talles secondaires forment, par contre, surtout des grains vêtus.

Le caractère « nu » apporté par la variété *Laurel* et les deux lignées qui en sont issues est donc à dominance incomplète et son expressivité semble varier au cours de l'ontogenèse de la panicule.

B. — CARACTÉRISTIQUES DES GÉNÉRATIONS F_2 ET F_3

1. — *Croisements avec le géniteur* Laurel

a) *Croisement* Ariane × Laurel.

La ségrégation observée en F_2 a été la suivante :

Nu	Mi-nu	Vêtu	Total
112	252	138	502

Celle-ci conduit à émettre l'hypothèse d'un déterminisme monogénique ; la distribution théorique 1-2-1 est effectivement recevable avec un χ^2 de 2,70 dont la probabilité est de l'ordre de 0,25.

Si cette hypothèse monogénique s'avère exacte, seules les descendantes de plantes F_2 « mi-nu » doivent se ségréger. Or, on a observé les résultats F_3 suivants : (tabl. 2.)

TABLEAU 2

F_2		F_3				
Phénotypes	Effectif observé en F_3	Homogène Nu	Disjonction Nu – Mi-nu ou homogène Mi-nu	Disjonction Nu – Mi-nu Vêtu	Disjonction Mi-nu Vêtu	Homogène Vêtu
Nu	19	7	10	2	—	—
Mi-nu	18	—	2	12	4	—
Vêtu	35	—	—	—	5	30

Il apparaît qu'une fraction importante des descendances de plantes F_2 à grain nu se disjoint en F_3 ; de même, 5 descendances sur 35 issues de plantes à grain vêtu se disjoignent en F_3. L'hypothèse monogénique doit donc être rejetée.

Un modèle bigénique peut alors être envisagé.

Si nous appelons N/n un couple de gènes à effet principal (N initiant nu, n, vêtu), N_1/n_1 un couple de gènes à effet secondaire, nous pouvons assigner aux 9 génotypes F_2 les phénotypes suivants et, par voie de conséquences, prévoir le comportement de leurs descendances F_3.

F_2		F_3
Génotypes	Phénotypes	
$NN\ N_1N_1$	Nu	Homogène Nu
— N_1n_1	Nu	Disjonction Nu — Mi-nu
— n_1n_1	Mi-nu	Homogène Mi-nu

F_2		F_3
Génotypes	Phénotypes	
$Nn\ N_1N_1$	Mi-nu	Disjonction Nu — Mi-nu
$— N_1n_1$	Mi-nu	Disjonction Nu — Mi-nu — Vêtu
$— n_1n_1$	Vêtu	Disjonction Mi-nu — Vêtu
$nn\ N_1N_1$	Mi-nu	Homogène Mi-nu
$— N_1n_1$	Vêtu	Disjonction Mi-nu — Vêtu
$— n_1n_1$	Vêtu	Homogène Vêtu

Un tel modèle conduirait aux distributions F_2 et F_3 suivantes : (tabl. 3.)

Cette interprétation recevable en F_2 ($\chi^2 = 5{,}61$ $p = 0{,}05 — 0{,}10$), ne l'est plus en F_3 au seuil de probabilité 5 p. 100.

TABLEAU 3

F_2		F_3					χ^2	p
Phénotypes	Distribut.	Homogène Nu	Disjonction Nu – Mi-nu ou homogène Mi-nu	Disjonction Nu – Mi-nu Vêtu	Disjonction Mi-nu Vêtu	Homogène Vêtu		
Nu	3	1	2	—	—	—	0,12	0,75
Mi-nu	8	—	4	4	—	—	10,9	0,005
Vêtu	5	—	—	—	4	1	43,1	0,001

Aucune autre répartition phénotypique des génotypes F_2 n'expliquant les distributions observées en F_2 et en F_3 un modèle trigénique a été envisagé (tabl. 4).

TABLEAU 4

	N_1N_1			N_1n_1			n_1n_1		
	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2
NN	Nu_1	Nu_2	Nu_1	Nu_2	Nu_4	2	1	2	1
Nn	Nu_2	Nu_4	2	4	8	4	2	4	$Vêtu_2$
nn	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_4$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$

N. B. : en blanc, phénotype Mi-nu.

Suivant ce modèle, les distributions théoriques F_2 et F_3 devraient être les suivantes : (tabl. 5).

TABLEAU 5

F_2		F_3				
Phénotypes	Distribution	Homogène Nu	Disjonction Nu — Mi-nu ou homogène Mi-nu	Disjonction Nu Mi-nu Vêtu	Disjonction Mi-nu Vêtu	Homogène Vêtu
Nu	16	4	6	6	—	—
Mi-nu	30	—	6	18	6	—
Vêtu	18	—	—	—	2	16

Les χ^2 de conformité des distributions observées en F_2 et F_3 aux distributions théoriques sont les suivantes : (tabl. 6).

TABLEAU 6

Génération	χ^2	Degrès de liberté	Probabilité
F_2	2,58	2	0,30
F_3 origine « nu »	1,34	1	0,25
F_3 origine « mi-nu »	0,05	1	0,75
F_3 origine « vêtu »	0,35	1	0,60

Ce modèle trigénique est donc recevable.

L'analyse des disjonctions observées dans différentes catégories de descendances F_3 le confirme.

Descendances de plantes F_2 à grain nu en disjonction Nu — Mi-nu.

En principe, 1/3 de ces descendances doit se disjoindre en :

3 Nu — 1 Mi-nu

2/3 de ces descendances doivent se disjoindre en :

10 Nu — 6 Mi-nu.

soit au total, une disjonction 2 Nu — 1 Mi-nu.

Le test de conformité de la distribution observée à celle attendue est le suivant :

	Nu	Mi-nu	Total
Effectifs observés	176	107	283
Effectifs théoriques	188,6	94,4	

$\chi^2 = 2{,}52 \qquad p = 0{,}15$

Les résultats obtenus s'ajustent donc à la distribution attendue.

Descendances de plantes F_2 à grain mi-nu en disjonction Nu — Mi-nu — Vêtu.

En principe, nous devons obtenir, par catégorie de plantes F_2, les disjonctions suivantes :

— 2/18 doivent se disjoindre en 1 Nu — 2 Mi-nu — 1 Vêtu
— 4/18 doivent se disjoindre en 5 Nu — 7 Mi-nu — 4 Vêtu
— 8/18 doivent se disjoindre en 8 Nu — 15 Mi-nu — 9 Vêtu
— 4/18 doivent se disjoindre en 1 Nu — 9 Mi-nu — 6 Vêtu

Au total, l'on doit obtenir la disjonction suivante :

16 Nu — 35 Mi-nu — 21 Vêtu

Le test de conformité de la distribution observée montre que tout au moins pour les deux classes, Nu + Mi-nu et Vêtu, celle-ci s'ajuste à la distribution théorique.

	Nu	Mi-nu	Vêtu	Total
Effectifs observés	31	208	91	330
		239		
Effectifs théoriques.....	73,2	160,6	96,2	330
		233,8		

$\chi^2 = 0{,}40$ $\quad p = 0{,}50$

Descendances de plantes F_2 à grain Mi-nu en disjonction Mi-nu — Vêtu.

Théoriquement, 1/3 doit se disjoindre en 3 Mi-nu — 1 Vêtu
2/3 doivent se disjoindre en 10 Mi-nu — 6 Vêtu
soit au total : 2 Mi-nu pour 1 Vêtu.

Par rapport à la distribution théorique, le test χ^2 confirme la conformité de la distribution observée aux effectifs attendus.

	Mi-nu	Vêtu	Total
Effectifs observés	63	28	91
Effectifs théoriques.....	60,7	30,3	91

$\chi^2 = 0{,}39$ $\quad p = 0{,}60$

Descendances de plantes F_2 à grain vêtu en disjonction Mi-nu — Vêtu.

La disjonction attendue est de 1 Mi-nu pour 3 Vêtu.
Le test χ^2 confirme cette disjonction.

	Mi-nu	Vêtu	Total
Effectifs observés	57	179	236
Effectifs théoriques.....	59	177	236

$\chi^2 = 0{,}09$ $\quad p = 0{,}75$

Conclusion : Bien qu'en première hypothèse, sur la base de la seule génération F_2, une disjonction monogénique ait pu être acceptée, l'examen de la F_3 démontre l'intervention de trois couples de gènes indépendants : un gène principal N, initiant le caractère nu, à dominance incomplète sur *n*, verrait son expression modifiée par deux autres couples de gènes N_1/n_1, N_2/n_2. Les relations d'épistasie existant entre ces couples de gènes seraient variables selon leur état homo- ou hétérozygote.

Cette analyse conduit à affecter aux huit génotypes homozygotes les phénotypes suivants :

$[NN_1N_2]$, $[NN_1n_2]$ = Nu
$[Nn_1N_2]$, $[Nn_1n_2]$ = Mi-nu
$[nN_1N_2[$, $[nN_1n_2]$, $[nn_1N_2]$, $[nn_1n_2]$ = Vêtu

Les parents de ces croisements seraient respectivement :

Laurel : $[NN_1N_2]$ (ou $[NN_1n_2]$)
Ariane : $[nn_1n_2]$ (ou $[nn_1N_2]$)

b) *Croisement* Ownward × Laurel.

La F_2 observée est la suivante :

Nu	Mi-nu	Vêtu	Total
150	157	152	459

Une telle ségrégation écarte, d'emblée, l'hypothèse d'un déterminisme monogénique.

Un modèle bigénique conduisant à une distribution 5-5-6 apparaît recevable avec un χ^2 de 3,89 et une probabilité de l'ordre de 0,15. Dans cette hypothèse, la distribution phénotypique F_2 et le comportement des descendances F_3 seraient les suivants :

F_2		
Génotypes	Phénotypes	F_3
NNN_1N_1	Nu	Homogène Nu
N_1n_1	Nu	Disjonction Nu — Mi-nu
n_1n_1	Mi-nu	Homogène Mi-nu
NnN_1N_1	Nu	Disjonction Nu — Vêtu
N_1n_1	Mi-nu	Disjonction Nu — Mi-nu — Vêtu
n_1n_1	Vêtu	Disjonction Mi-nu — Vêtu
nnN_1N_1	Vêtu	Homogène Vêtu
N_1n_1	Vêtu	Homogène Vêtu
n_1n_1	Vêtu	Homogène Vêtu

Par catégorie F_2, les descendances F_3 se distribueraient de la façon suivante : (tabl. 7).

TABLEAU 7

F_2		F_3						
Phénotype	Distribut.	Homog. Nu	Disjonct. Nu – Mi-nu	Homogène Mi-nu	Disjonct. Nu – Mi-nu Vêtu	Disjonct. Nu – Vêtu	Disjonct. Mi-nu — Vêtu	Homog. Vêtu
Nu	5	1	2	—	—	2	—	—
Mi-nu	5	—	—	1	4	—	—	—
Vêtu	6	—	—	—	—	—	2	4

La distribution observée est la suivante : (tabl. 8).

TABLEAU 8

F_2	F_3						
Phénotype	Homogène Nu	Disjonction Nu – Mi-nu	Homogène Mi-nu	Disjonction Nu – Mi-nu Vêtu	Disjonction Nu – Vêtu	Disjonction Mi-nu — Vêtu	Homogène Vêtu
Nu	13	18	—	—	19	—	—
Mi-nu	—	—	5	44	—	—	—
Vêtu	—	—	—	—	—	15	27

Les χ^2 de conformité des distributions observées en F_3 aux distributions théoriques sont portés au tableau 9.

TABLEAU 9

Origines F_2	χ^2	Degrés de liberté	Probabilité
Nu	1,15	2	0,60
Mi-nu	2,9	1	0,05 — 0,10
Vêtu	0,12	1	0,75

La validité du modèle bigénique semble confirmée. L'examen de deux des trois disjonctions observées dans les différentes catégories de descendances F_3 le confirme également.

Descendances de plantes F_2 à grain nu en disjonction Nu — Vêtu.

Théoriquement, cette disjonction doit être de 3 Nus — 1 Vêtu. Le test d'ajustement confirme cette hypothèse.

	Nu	Vêtu	Total
Effectifs observés	435	168	603
Effectifs théoriques	452,3	150,7	603

$\chi^2 = 2{,}74 \qquad p = 0{,}10$

Descendances de plantes F_2 à grain Mi-nu en disjonction Nu — Mi-nu — Vêtu

La disjonction attendue est de 5 Nu — 5 Mi-nu — 6 Vêtu. La disjonction observée n'apparaît pas toutefois conforme à cette hypothèse.

	Nu	Mi-nu	Vêtu	Total
	—	—	—	—
Effectifs observés .	392	539	313	1 244
Effectifs théoriques	388,7	388,7	466,6	1 244

$\chi^2 = 108{,}1 \qquad p < 0{,}001$

Or on constate que la disjonction Nu — (Mi-nu + Vêtu) est conforme à l'hypothèse 5-11. D'autre part la distribution (Nu + Mi-nu) — Vêtu s'ajuste à un modèle monogénique 3-1. Il semble donc que le déficit de plantes à grain vêtu et l'excès de plantes à grain mi-nu proviennent de ce que, dans la descendance des F_2 à grain mi-nu, le génotype $Nn\ n_1n_1$, vêtu en F_2, se soit comporté comme Mi-nu en F_3.

Descendances de plantes F_2 à grain vêtu en disjonction Mi-nu — Vêtu

En principe, la disjonction attendue est 1 Mi-nu — 3 Vêtu. Le test d'ajustement confirme cette hypothèse.

	Mi-nu	Vêtu	Total
	—	—	—
Effectifs observés .	89	328	417
Effectifs théoriques	104,3	312,7	417

$\chi^2 = 2{,}88 \qquad p = 0{,}05 - 0{,}10$

Conclusion : Bien que ce croisement fasse intervenir le même géniteur à grain nu que le précédent, la disjonction observée en F_2 et F_3 apparaît bigénique et non trigénique.

On peut émettre l'hypothèse que seuls cette fois les gènes N/n et N_1/n_1 sont intervenus : les phénotypes des parents seraient respectivement :

Laurel : $[N\ N_1\ N_2]$ (ou $[N\ N_1\ n_2]$)
Ownward : $[n\ \ n_1\ N_2]$ (ou $[n\ \ n_1\ n_2]$)

On constate aussi, par rapport au croisement *Ariane* × *Laurel*, un phénotype différent en F_2 du génotype $Nn\ n_1n_1$: Mi-nu dans l'un, il est vêtu dans l'autre. Cependant en F_3 du présent croisement, ce même phénotype paraît se comporter comme Mi-nu dans les descendances des doubles hétérozygotes.

2. — *Croisements avec le géniteur* Nuprime

a) *Croisement* (Rouge d'Algérie × Ariane) 187-4 × Nuprime.

La disjonction F_2 obtenue est la suivante :

Nu	Mi-nu	Vêtu	Total
—	—	—	—
48	503	344	895

Celle-ci apparaît immédiatement non conforme à un déterminisme monogénique.

Dans l'hypothèse d'une ségrégation bigénique, la distribution théorique à laquelle s'ajuste le mieux celle observée est 1-9-6 ($\chi^2 = 1{,}32 - p = 0{,}50$). Dans cette hypothèse les phénotypes F_2 et leur comportement en F_3 seraient les suivants :

F_2		F_3
Génotypes	Phénotypes	
—	—	—
$NN\ N_1N_1$	Nu	Homogène Nu
N_1n_1	Mi-nu	Disjonction Nu — Mi-nu
n_1n_1	Mi-nu	Homogène Mi-nu
$Nn\ N_1N_1$	Mi-ni	Disjonction Nu — Mi-nu — Vêtu
N_1n_1	Mi-nu	Disjonction Nu — Mi-nu — Vêtu
n_1n_1	Vêtu	Disjonction Mi-nu — Vêtu
$nn\ N_1N_1$	Vêtu	Homogène Vêtu
N_1n_1	Vêtu	Homogène Vêtu
n_1n_1	Vêtu	Homogène Vêtu

Par catégorie F_2, les descendances se distribueraient comme il est indiqué au tabl. 10.

TABLEAU 10

F_2		F_3					
Phénotype	Distribution	Homogène Nu	Disjonction Nu — Mi-nu	Homogène Mi-nu	Disjonction Nu — Mi-nu Vêtu	Disjonction Mi-nu — Vêtu	Homogène Vêtu
Nu	1	1	—	—	—	—	—
Mi-nu	9	—	2	1	4	2	—
Vêtu	6	—	—	—	—	2	4

La distribution effectivement observée est portée au tableau 11.

TABLEAU 11

F_2		F_3					
Phénotype	Effectifs observés	Homogène Nu	Disjonction Nu — Mi-nu	Homogène Mi-nu	Disjonction Nu — Mi-nu Vêtu	Disjonction Mi-nu — Vêtu	Homogène Vêtu
Nu	48	14	34	—	—	—	—
Mi-nu	98	—	21	13	43	21	—
Vêtu	—			non étudié			

Si la distribution observée dans les descendances des plantes mi-nues est conforme à la distribution attendue ($\chi^2 = 1{,}01 - p = 0{,}90$), par contre, l'existence de descendances « nu » en disjonction contredit l'hypothèse bigénique. L'intervention d'un troisième gène doit être invoquée. Le modèle trigénique pourrait être le suivant : (tabl. 12).

TABLEAU 12

	N_1N_1			N_1n_1			n_1n_1		
	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2
NN	Nu_1	Nu_2	1	2	4	2	1	2	1
Nn	2	4	2	4	8	4	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$
nn	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$

N. B. : en blanc, phénotype Mi-nu.

Suivant ce modèle, les distributions théoriques F_2 et F_3 devraient être comme suit (tabl. 13).

TABLEAU 13

F_2		F_3					
Phénotype	Distribution	Homogène Nu	Disjonction Nu — Mi-nu	Homogène Mi-nu	Disjonction Nu — Mi-nu Vêtu	Disjonction Mi-nu — Vêtu	Homogène Vêtu
Nu	3	1	2	—	—	—	—
Mi-nu	37	—	6	7	18	6	—
Vêtu	24	—	—	—	—	8	16

Les χ^2 de conformité des distributions observées en F_2 et F_3 aux distributions théoriques sont portés au tableau 14. Ils confirment la validité du modèle trigénique proposé.

Conclusion : En l'absence de données précises sur les ségrégations observées en F_3, on peut conclure à une disjonction trigénique dans ce croisement. Ceci ne peut étonner puisque *Nuprime* est issue du géniteur *Laurel*, et *187-4* de la variété *Ariane*.

L'apparition d'une disjonction phénotypique très différente en F_2 (3/64 de « nu » au lieu de 16 pour *Ariane* × *Laurel* ; 24/64 de « vêtu » au lieu de 18), peut être imputée à des interactions entre les gènes en jeu et d'autres gènes, qui modifieraient les relations d'épistasie entre le gène principal N/n et les deux autres couples de gènes N_1/n_1, N_2/n_2.

TABLEAU 14

Générations	χ^2	Degrés de liberté	Probabilité
F_2	1,21	2	0,55
F_3 { origine « nu »	0,37	1	0,60
F_3 { origine « mi-nu »	3,26	2	0,20

b) *Croisement* Starlette de Moyencourt × Nuprime.

La F_2 observée est la suivante :

Nu	Mi-nu	Vêtu	Total
35	226	100	361

Un déterminisme monogénique ne pouvant être invoqué, l'hypothèse d'une disjonction bigénique, semblable à celle envisagée pour le croisement *187-4* × *Nuprime*, c'est-à-dire 1-9-6, a été étudiée. Celle-ci n'est cependant pas recevable ($\chi^2 = 18{,}85$; $p < 0{,}001$). La distribution apparemment la plus proche de celle observée serait 1-10-5. Mais cette hypothèse n'est pas, non plus acceptable ($\chi^2 = 8{,}33$; $p < 0{,}02$).

Dès lors, un modèle trigénique doit, comme pour le croisement précédent, être envisagé (tabl. 15).

TABLEAU 15

	N_1N_1			N_1n_1			n_1n_1		
	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2
NN	Nu_1	Nu_2	Nu_1	2	4	2	1	2	1
Nn	Nu_2	4	2	4	8	4	2	4	$Vêtu_2$
nn	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_4$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$

N. B. : En blanc, phénotype Mi-nu.

D'après ce modèle, les distributions théoriques F_2 et F_3 devraient être celles indiquées dans le Tableau 16.

Les distributions observées en F_3 sont décrites dans le Tableau 17.

Compte tenu du faible nombre étudié de descendances de plantes F_2 « nu » et « vêtu », seul un χ^2 pour les descendances F_3 de plantes mi-nu a pu être calculé, ainsi que celui relatif à la F_2 (tabl. 18).

Le modèle trigénique proposé est donc recevable.

Conclusion : Comme dans le croisement précédent, une hérédité trigénique a été mise en évidence. On remarque que de façon homologue, mais non identique cependant, la proportion de phénotypes nus en F_2, dans ces deux croisements où

TABLEAU 16

F_2		F_3					
Phénotype	Distribution	Homogène Nu	Disjonction Nu — Mi-nu	Homogène Mi-nu	Disjonction Nu — Mi-nu Vêtu	Disjonction Mi-nu — Vêtu	Homogène Vêtu
Nu	6	4	2	—	—	—	—
Mi-nu	40	—	6	4	24	6	—
Vêtu	18	—	—	—	—	2	16

TABLEAU 17

F_2	F_3					
Phénotype	Homogène Nu	Disjonction Nu — Mi-nu	Homogène Mi-nu	Disjonction Nu — Mi-nu Vêtu	Disjonction Mi-nu — Vêtu	Homogène Vêtu
Nu	5	2	—	—	—	—
Mi-nu	—	3	3	26	8	—
Vêtu	—	—	—	—	2	8

TABLEAU 18

Générations	χ^2	Degrés de liberté	Probabilité
F_2	0,07	2	> 0,90
F_3 origine « mi-nu »	3,92	2	0,15

intervient *Nuprime*, est faible (3 et 6/24 respectivement) par rapport à celle observée dans ceux issus de *Laurel*. Ceci confirme que les relations d'épistasie entre les allèles en cause seraient probablement fonction non seulement du géniteur « vêtu », mais également du géniteur « nu ».

3. — *Croisements avec le géniteur* 53-4

a) *Croisement* Manod × 53-4.

Nous résumons comme suit les résultats obtenus :

	Nu	Mi-nu	Vêtu	Total
F_2 observée	85	118	144	347

— Hypothèse monogénique non recevable.

— Hypothèse bigénique : disjonction du type 4-6-6 acceptable

($\chi^2 = 2{,}29$ $\quad p = 0{,}30$)

— Distribution attendue des descendances F_3 (tabl. 19).

TABLEAU 19

F_2		F_3					
Phénotype	Distribution	Homogène Nu	Disjonction Nu – Mi-nu	Homogène Mi-nu	Disjonction Nu – Mi-nu Vêtu	Disjonction Mi-nu — Vêtu	Homogène Vêtu
Nu	4	4	—	—	—	—	—
Mi-nu	6	—	—	—	6	—	—
Vêtu	6	—	—	—	2	—	4

— Distribution observée (tabl. 20).

— Hypothèse bigénique proposée : non recevable sur la base des distributions F_3 observées.

TABLEAU 20

F_2	F_3					
Phénotype	Homogène Nu	Disjonction Nu — Mi-nu	Homogène Mi-nu	Disjonction Nu — Mi-nu Vêtu	Disjonction Mi-nu – Vêtu	Homogène Vêtu
Nu	5	12	—	8	—	—
Mi-nu	—	3	4	22	—	—
Vêtu	—	—	—	—	8	21

— Modèle trigénique proposé (tabl. 21).

— Distributions théoriques F_2 et F_3 résultant de ce modèle (tabl. 22).

— χ^2 de conformité F_2 et F_3 (tabl. 23).

— Hypothèse trigénique recevable.

TABLEAU 21

	N_1N_1			N_1n_1			n_1n_1		
	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2
NN	Nu_1	Nu_2	Nu_1	Nu_2	Nu_4	2	1	2	1
Nn	Nu_2	Nu_4	2	4	8	4	$Vêtu_2$	$Vêtu_4$	$Vêtu_2$
nn	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_4$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$

N. B. : En blanc : phénotype mi-nu.

TABLEAU 22

F_2		F_3					
Phénotype	Distribution	Homogène Nu	Disjonction Nu – Mi-nu	Homogène Mi-nu	Disjonction Nu – Mi-nu Vêtu	Disjonction Mi-nu — Vêtu	Homogène Vêtu
Nu	16	4	6	—	4	2	—
Mi-nu	24	—	2	4	18	—	—
Vêtu	24	—	—	—	—	8	16

TABLEAU 23

Générations		χ^2	Degrés de liberté	Probabilité
F_2		2,65	2	0,30
F_3	origine « nu »	0,63	2	0,70
	origine « mi-nu »	0,02	1	0,85
	origine « vêtu »	2,07	1	0,15

— Hypothèse confirmée par les disjonctions observées dans les descendances F_3 étudiées.

Descendances de Plantes F_2 à grain nu en disjonction Nu — Mi-nu — Vêtu.

	Nu ou Mi-nu	Vêtu	Total
Disjonction attendue	3	1	4
Effectif observé	72	28	100

$\chi^2 = 0{,}48 \qquad p = 0{,}50$

Descendances de plantes F_2 à grain mi-nu en disjonction Nu — Mi-nu.

	Nu	Mi-nu	Total
Disjonction attendue	1	3	4
Effectif observé	7	40	47

$\chi^2 = 2{,}60$ $\quad p = 0{,}10$

Descendances de plantes F_2 à grain mi-nu en disjonction Nu — Mi-nu — Vêtu.

	Nu ou Mi-nu	Vêtu	Total
Disjonction attendue	18	10	28
Effectif observé	220	99	319

$\chi^2 = 3{,}06$ $\quad p = 0{,}05 — 0{,}10$

Descendances de plantes F_2 à grain vêtu en disjonction Mi-nu — Vêtu.

	Mi-nu	Vêtu	Total
Disjonction attendue	1	3	4
Disjonction observée	60	60	120

$\chi^2 = 40$ $\quad p < 0{,}001$

Cette disjonction n'est donc pas recevable. Il semble que, comme nous l'avons observé dans le croisement *Ownward* × *Laurel*, une fraction au moins des génotypes *Nn* n_1 n_1 « vêtu » en F_2 se soit comportée comme mi-nu en F_3.

Conclusion : l'interprétation des résultats observés dans ce croisement est à nouveau trigénique. La disjonction observée en F_2 et F_3 diffère cependant, dans le détail, de celles obtenues dans les quatre autres croisements.

b) *Croisement* Padarn × 53-4.

	Nu	Mi-nu	Vêtu	Total
F_2 observée	299	739	413	1 451

— Hypothèse monogénique non recevable.
— Hypothèse bigénique : disjonction du type 3-8-5 non recevable

($\chi^2 = 6{,}48$ $\quad p < 0{,}05$)

— Modèle trigénique proposé (tabl. 24).
— Distributions théoriques F_2 et F_3 résultant de ce modèle (tabl. 25).
— Distribution F_3 observée, par catégorie de plantes F_2 (tabl. 26).
— χ^2 de conformité des F_2 et F_3 (tabl. 27).
— Hypothèse trigénique recevable.
— Hypothèse confirmée par les disjonctions étudiées en F_3.

TABLEAU 24

	N_1N_1			N_1n_1			n_1n_1		
	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2	N_2N_2	N_2n_2	n_2n_2
NN	Nu_1	Nu_2	Nu_1	Nu_2	Nu_4	2	1	2	1
Nn	Nu_2	4	2	4	8	4	2	4	$Vêtu_2$
nn	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_4$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$	$Vêtu_2$	$Vêtu_1$

N. B. : En blanc, phénotype Mi-nu.

TABLEAU 25

F_2		F_3					
Phénotype	Distribution	Homogène Nu	Disjonction Nu — Mi-nu	Homogène Mi-nu	Disjonction Nu — Mi-nu Vêtu	Disjonction Mi-nu — Vêtu	Homogène Vêtu
Nu	12	4	6	—	—	2	—
Mi-nu	34	—	2	4	22	6	—
Vêtu	18	—	—	—	—	2	16

TABLEAU 26

F_2 Phénotype	F_3					
	Homogène Nu	Disjonction Nu — Mi-nu	Homogène Mi-nu	Disjonction Nu — Mi-nu Vêtu	Disjonction Mi-nu — Vêtu	Homogène Vêtu
Nu	10	10	—	—	2	—
Mi-nu	—	6	—	45	6	—
Vêtu	—	—	—	—	1	14

Descendances de plantes F_2 à grain nu en disjonction Nu — Mi-nu.

	Nu	Mi-nu	Total
Disjonction attendue	2	1	3
Effectifs observés	149	66	215

$\chi^2 = 0{,}52$ $p = 0{,}45$

TABLEAU 27

Générations	χ^2	Degrés de liberté	Probabilité
F_2	3,96	2	0,15
F_3 origine « nu »	1,49	1	0,25
F_3 origine « mi-nu »	4,93	2	0,05-0,10
F_3 origine « vêtu »	effectif étudié insuffisant		

Descendances de plantes F_2 à grain mi-nu en disjonction Nu — Mi-nu — Vêtu.

	Nu	Mi-nu	Vêtu	Total
	—	—	—	—
Disjonction attendue	21	42	25	88
Effectifs observés	213	391	278	882

$\chi^2 = 5{,}07$ $\quad p = 0{,}05 - 0{,}10$

Conclusion : Cette disjonction est comme la précédente trigénique mais elle en diffère cependant dans sa distribution phénotypique.

IV. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS

A. — *Hérédité du caractère « Nu »*

L'ensemble de nos résultats confirme l'intervention dans l'hérédité du caractère « nu » d'un gène principal N et de deux gènes secondaires N_1 et N_2. Ces trois gènes sont à dominance incomplète sur leurs allèles respectifs : le triple hétérozygote est, dans les six croisements étudiés mi-nu. Le gène principal, à l'état homozygote dominant, tend à initier le caractère « nu », à l'état recessif, il détermine dans tous les cas, le caractère « vêtu ».

A l'état homozygote dominant et hétérozygote, l'expression du gène N se trouve modifiée par l'intervention de gènes secondaires. D'une part, n_1 à l'état homozygote, transforme le phénotype « nu » du génotype NN en « mi-nu » et le phénotype « mi-nu » en « vêtu ». D'autre part, N_1 à l'état homozygote tend à transformer le phénotype hétérozygote Nn « mi-nu » en « nu ». Cependant son action se trouve modifiée par l'intervention du gène N_2/n_2 qui à l'état homozygote récessif transforme certains phénotypes « nu » en « mi-nu » et « mi-nu » en « vêtu ». Des relations d'épistasie existent donc entre les gènes secondaires et le gène principal, conduisant à une modification plus ou moins forte des phénotypes « nu » et « mi-nu ».

En outre, à nombre identique de différences géniques, la disjonction phénotypique F_2 se trouve influencée par le géniteur à grain vêtu. Cette intervention peut être rapportée soit à l'existence d'allèles « vêtu » différents au même locus, soit à l'action du reste du génome.

Mais réciproquement se trouve mise en évidence l'influence du parent à grain nu sur la disjonction phénotypique observée en F_2, notamment sur la fréquence du phénotype « nu » : celle-ci varie de 3/64 à 5/16 selon les croisements et est beaucoup plus faible dans les deux croisements où intervient *Nuprime* que dans les quatre autres. Les trois géniteurs « grain nu » étant dérivés successivement les uns des autres, et nécessairement porteurs des mêmes gènes, l'influence du reste du génome doit être invoquée.

Enfin l'influence des conditions écologiques de l'année sur la manifestation de quelques phénotypes hétérozygotes n'est pas exclue (comportement variable en F_2 et F_3). Cependant, les deux croisements ou intervient la variété *Laurel* ont été cultivés de façon synchrone en F_2 et F_3 ; les générations F_2 et F_3 des croisements *Starlette* × *Nuprime* et *Padarn* × 53-4 ont été conduites également en même temps.

Donc de ce déterminisme héréditaire trigénique, il résulte que les 8 génotypes homozygotes ont les phénotypes suivants :

Nu : $[NN_1\ N_2]$ et $[NN_1\ n_2]$. A noter cependant que dans le croisement *187-4* × *Nuprime*, $[NN_1\ n_2]$ est mi-nu.

Mi-nu : $[Nn_1\ N_2]$ et $[Nn_1\ n_2]$. Il y a donc possibilité de fixer deux types de lignées « mi-nu », différant très probablement par leur pourcentage de grains nus.

Vêtu : $[nN_1\ N_2]$, $[nN_1\ n_2]$, $[n\ n_1\ N_2]$, et $[nn_1\ n_2]$.

La diversité génotypique des phénotypes « nu » et « vêtu » explique que l'on puisse obtenir selon le croisement une disjonction mono-, bi- ou trigénique, ce qui expliquerait en même temps la diversité des résultats obtenus par les différents auteurs.

B. — *Conséquences pour l'amélioration de l'avoine à grain nu*

La méthode, *a priori*, la plus simple de création de variétés améliorées d'avoine à grain nu à partir de variétés à grain vêtu pourrait être le backcross répété en F_1 : le caractère étant semi-dominant et se manifestant avant floraison, le choix des individus à recroiser par le parent récurrent « vêtu » serait aisé. Cependant la présence, dans la plupart des cas, de trois gènes ne donne qu'une probabilité de 1/8 de conserver les trois allèles intéressants à chaque backcross. La difficulté, chez l'Avoine, d'obtenir une génération de backcross importante (assez faible taux de réussite des hybridations, comparativement au Blé ou à l'Orge) constitue un obstacle supplémentaire à l'emploi de cette méthode.

Une autre voie pourrait être la mutation provoquée. Ainsi qu'on l'a relaté, des mutants à grain nu ont été obtenus par Jenkins dans la variété *Condor*. Effectivement, nos résultats montrent que la simple mutation de n en N peut transformer une variété à grain vêtu ($nN_1\ N_2$) ou ($nN_1\ n_2$) en une variété à grain nu. Il faut observer cependant que la mutation « grain nu » n'a de chances d'être obtenue avec un taux appréciable que chez les variétés à grain vêtu possédant le gène N_1.

La sélection directe après hybridation apparaît, finalement, sinon la méthode la plus rapide, du moins la plus sûre. L'hérédité du caractère « nu » permet d'éliminer en F_1 les plantes qui ne seraient pas « mi-nu » car non hybrides ; d'éliminer en F_2 tous les phénotypes « vêtu » et les phénotypes « mi-nu » à fort pourcentage de grain « vêtu ». En F_3 seuls peuvent être gardés les phénotypes « nus ». En F_4 seules demeurent des familles homozygotes « nu » ou encore en disjonction nu/mi-nu.

L'hérédité du caractère « nu » nous indique aussi qu'il serait possible de sélectionner des lignées de type « mi-nu ». L'intérêt agronomique de telles lignées ne semble pas cependant démontré.

Reçu pour publication en novembre 1972.

SUMMARY

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF HEREDITY OF THE « NAKED GRAIN » CHARACTER IN CULTIVATED OATS

After reviewing research work carried out since the beginning of the century on the heredity of the « naked » character in Oats, the observations made on the F_1, F_2 and F_3 generations of six crosses between six varieties of oats with « covered » grains and three with « naked » grains having a common genetic origin, are presented.

These observations confirm the intervention of a major gene N and two modificator genes N_1 and N_2 in the heredity of the characterc. These genes have intermediate dominance.

The major gene tends to initiate the homozygote condition dominating the « naked » characterc ; in the recessive state, it determines the « covered » character. The genes N_1 and N_2 modify, by epistasia, in the dominant or recessive homozygote state, the expression of the principal gene.

In another connection, the effect of identical « covered » and « naked » parents on the F_2 phenotypic disjunction was shown. Reciprocally, the variability of the F_2 and F_3 generations observed between the three groups of crosses, tends to demonstrate the influence of the « naked » parent.

From these results, the consequences with regard to the breeding methods for naked oats are drawn.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHOU C. Y., 1932. *A study of the inheritance of hull character and resistance to loose smut in oats from a cross between* A sativa *var. Smut Resistant and* A. Nuda *var. Hulless 407 a 1-118.* Ph. D. Thesis Cornell University Ithaca-New York.

CLAMOT G., 1969. Étude de l'hérédité du caractère « grain nu » chez l'avoine. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, 4,3-4, 323-338.

COFFMAN F. A. (Éd.), 1961. *Oats and oat improvement.* Amer. Soc. Agron., Madison Wisc., 650 p.

COFFMAN F. A., 1964. Inheritance of morphologic characters in *Avena. U. S. D. A., tech. Bull.* nº 1308, 101 p.

GAINES E. F., 1917. Inheritance in wheat, barley and oat hybrids. *Wash. agric. exper. Stat. Bull.*, **135**, 47-60.

GAINES E. F., 1917. Inheritance in wheat, barley and oat hybrids. *Wash. agric. exper. Stat. Bull.*, **135**, 47-60.

GAINES E. F., 1924. Inheritance studies and crop breeding. *Wash. agric. exper. Stat. Bull.*, **187**, 54-55.

JENKINS ,G., 1968. Naked oats. *N. A. A. S. quaterly Rev.*, **79**, 120-126.

KITTLITZ E. V., 1968. Yield and productivity of naked oat (*Avena nuda*), with some suggestions regarding its cultivation for breeding. *Z. Acker- u. Pflanzenbau*, **128**, 4, 325-334.

LEBEDEFF V. N., 1930. Factorial analysis of characters of distinction between hulled and hull-less varieties of oats. *Bull. Belaya Tserkov. Plant Breed. Sta.* 5 — par 3. (*in Plant Breeding Abst.*, **2**, (1931-32), nº 422.

LOVE H. H., MC ROSTIE G. P., 1919. The inheritance of hull-lessness in oat hybrids. *Amer. Naturalist*, **53**, 5-32.

MARTZENITZYNA K. K., 1950. Sur les hybrides de l'avoine nue et commune. (en russe). *Agrobiologija* nº 2, 43-59.

MOULE C., 1964. *Les variétés d'avoine cultivées en France.* I. N. R. A., Paris, 403 p.

MOULE C., MEURIER G., 1966. Une variété d'avoine de printemps à grain nu. *C. R. Acad. Agric. France*, **52**, 544-552.

NICOLAISEN W. von, 1940. L'Avoine, *Avena sativa* L. in KAPPERT H. et RUDORF W. (Éd.), *Handbuch. der Pflanzenzuchtung*, **2**, 224-288.

REED G. M., 1925. The inheritance of resistance of oat hybrids to loose smut. *Mycologia*, **17**, 163-181.

STANTON T. R., 1955. Oat identification and classification. *U. S. D. A. tech. Bull.*, 1100, 206 p.

ZINN J., SURFACE F. M., 1917. Studies on oat breeding. V - the F_1 and F_2 generations on a cross between a naked and a hulled oat. *J. agric. Res.*, **10**, 293-312.

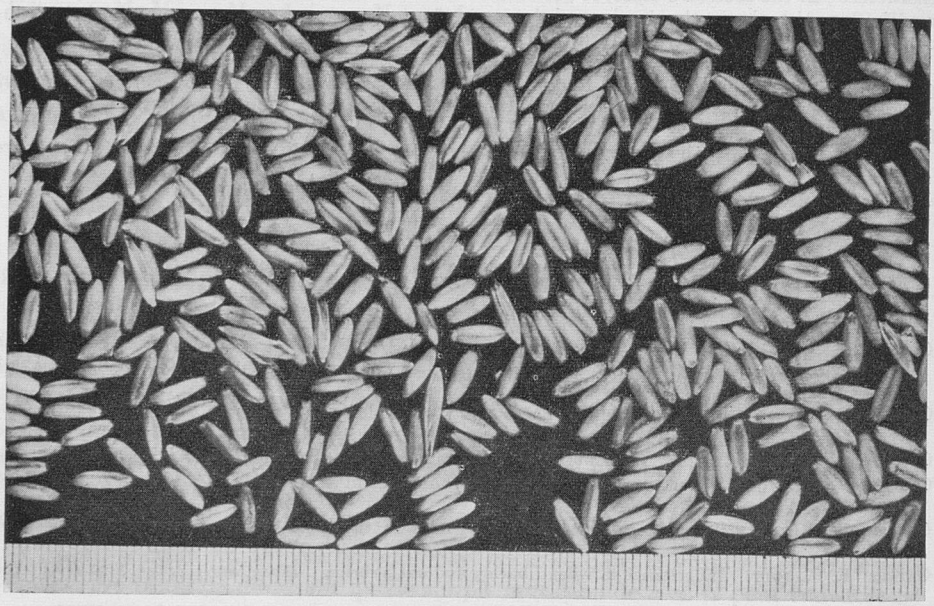


FIG. 1. — *Échantillon de grains de* Nuprime

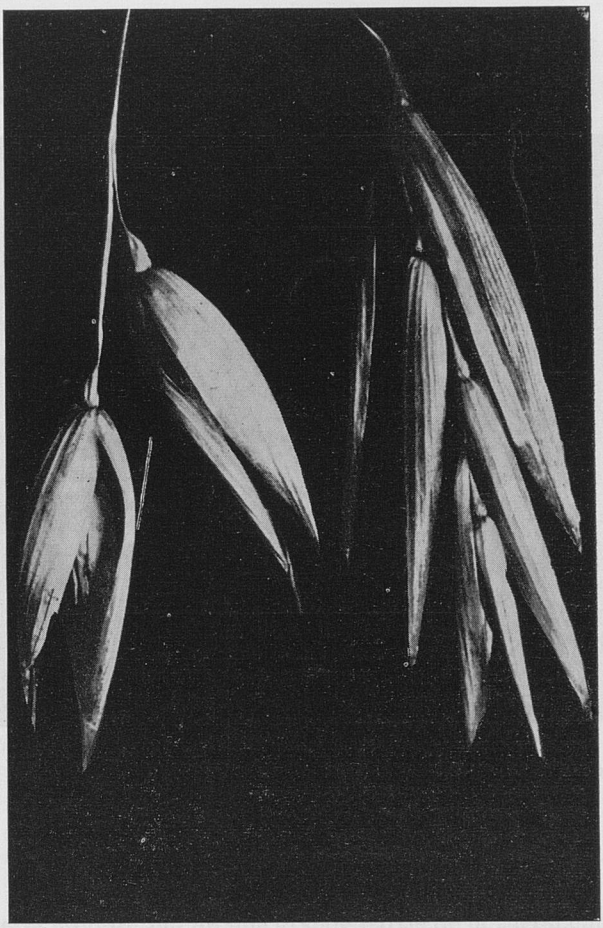


FIG. 2. — A gauche : *deux épillets d'avoine vêtue* ;
à droite : *un épillet d'avoine nue.*

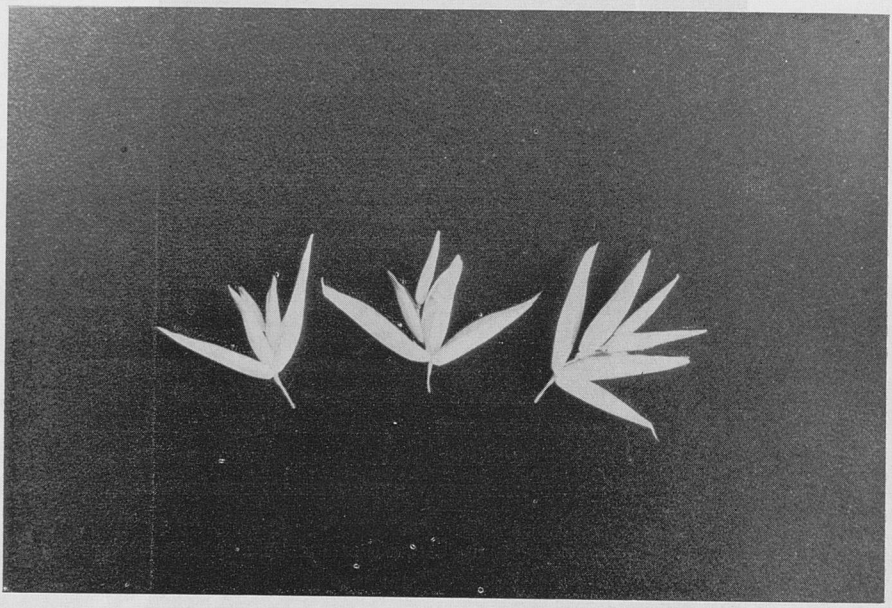


FIG. 3. — A gauche : *un épillet d'avoine vêtue* ;
Au centre : *un épillet mi-nu* (F_1) ; à droite : *un épillet d'avoine nue*

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (4), 361-374.

MISE EN ÉVIDENCE DE GLUCOSIDES ET D'ALCALOÏDES DANS LES CULTURES DE TISSUS VÉGÉTAUX

V. PÊTIARD et Y. DEMARLY*

Département de Recherches Chimidrog,
37100 Tours
**Laboratoire d'Amélioration des Plantes,*
Faculté des Sciences,
91405 Orsay

RÉSUMÉ

Nous avons créé et multiplié des cultures de tissus de trois plantes médicinales : *Digitalis purpurea* EHR., *Atropa belladonna* L., *Vinca minor* L., dans le but d'en étudier leurs potentialités métaboliques.

Dans les trois cas, nous avons mis en évidence dans les tissus et les milieux correspondants, les mêmes composés que ceux d'intérêt pharmaceutique extraits de la plante entière.

La présence de ces alcaloïdes et glucosides dans des tissus cultivés *in vitro* et séparés de tout ensemble différencié, autorise de solides espoirs pour l'utilisation industrielle des cultures de tissus :

Du point de vue théorique, ces résultats nous permettent d'avancer un certain nombre d'hypothèses quant à la régulation génétique chez les Végétaux supérieurs.

S'il est certain aujourd'hui qu'une grande partie de la thérapeutique est réalisée à l'aide de produits d'origine synthétique, il est néanmoins évident que de nombreuses spécialités restent d'origine végétale.

Cet état de fait est probablement dû, d'une part à la diversité des produits d'origine naturelle dont l'exploitation est sans doute loin de se terminer, et d'autre part, au fait qu'il est parfois plus économique d'extraire un produit que de le synthétiser, simplement parce que la plante sait trouver des voies de biosynthèse plus simples et à rendement plus élevé que celles utilisées par les chimistes.

Pourtant, l'extraction sur le matériel végétal n'est pas une solution sans difficultés. En effet, les problèmes au niveau de la culture nécessaire à l'obtention de la matière première sont nombreux. Il faut sélectionner la variété à cultiver, sélection relativement délicate car elle sera en grande partie basée sur des taux de principe

actif. Il est aussi nécessaire de mettre au point des techniques culturales précises (actions phytosanitaires, apport au sol, dates de plantation et de récolte, technique de séchage,...).

Une fois ces problèmes résolus, il restera toujours ceux liés à l'hétérogénéité de la valeur des récoltes selon les années, hétérogénéité tant en quantité de matière première qu'en teneur en principe actif de celle-ci.

C'est dans ce contexte qu'il nous a semblé intéressant d'étudier les possibilités biosynthétiques des cultures de tissus de végétaux d'intérêt pharmaceutique. En effet, peut-être pourrions-nous par ces techniques utiliser les voies de biosynthèse retenues par la nature après de nombreuses sélections dues à l'évolution, sans pour cela supporter les contingences de la culture traditionnelle.

Ces études seraient d'ailleurs intéressantes tant du point de vue théorique qu'appliqué (TURNER, 1971).

De nombreux auteurs s'y sont déjà attachés, mais avec des résultats très variables (CAREW, STABA, 1965 ; TABATA *et al.*, 1970, STABA, 1963 ; STOHS, STABA, 1965 ; PUHAN, MARTIN, 1971).

Pour notre part, l'intérêt théorique nous a semblé résider dans les possibilités d'approche des problèmes de régulation génétique chez les Végétaux supérieurs.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Obtention et multiplication des tissus

(GAUTHERET, 1959 ; MURASHIGE, SKOOG, 1962 ; HELLER, 1953)

Nous avons entrepris des études sur trois plantes médicinales.

— *Digitalis purpurea* EHR.
— *Atropa belladonna* L.
— *Vinca minor* L.

Sans détailler l'aspect technique de ce travail, il nous semble intéressant de noter le fait suivant : en ce qui concerne l'obtention des « souches » de tissus, nous avons volontairement utilisé une technologie très hétérogène afin de conserver un maximum de variabilité dans les « souches » obtenues.

Nous avons apporté cette variabilité dans les différentes phases du travail :

— au niveau des structures génétiques de départ, par l'utilisation de nombreuses variétés différentes ;
— au niveau des techniques, que ce soient celles d'obtention des cals primaires, ou celles de multiplication de ceux-ci.

Même dans un cas particulier, celui d'une partie de nos « souches » de Digitale qui ont pour origine quelques cals fournis par un autre laboratoire, nous avons créé une variabilité. En effet, à partir de ces quelques cals et par repiquage en conditions variables de milieu, de température et d'éclairement, nous avons obtenu trois types de tissus morphologiquement différents.

Cette diversification n'a d'ailleurs pas été sans conséquences sur la biosynthèse des hétérosides ; en effet chacune de ces trois souches présente un taux d'activité cardiotonique différent.

Après avoir obtenu une « souche », qui n'est définie que sur des critères morphologiques tels que l'état chlorophyllien, la friabilité, les régénérations éventuelles, nous la multiplions dans des conditions les plus homogènes possibles.

Une quantité notable de matériel est nécessaire pour réaliser les recherches physiologiques ou analytiques de substances. Il est donc fort probable qu'entre les différents cals utilisés pour une même recherche, il y ait une hétérogénéité biochimique. En effet, *a priori*, rien ne permet d'extrapoler de l'homogénéité morphologique à l'homogénéité des capacités de biosynthèse.

Le fait d'avoir choisi des tissus sur leur concordance d'aspect général et de les avoir multi-

pliés dans des conditions identiques, a sans doute permis de limiter, mais non de supprimer, l'hétérogénéité biochimique.

Ainsi, les résultats des tests que nous avons pratiqués ne représentent probablement qu'une moyenne des valeurs des différents cals utilisés dans une même recherche.

RÉSULTATS

Mises en évidence des substances recherchées

1. *Recherche d'hétérosides cardiotoniques.*

a) *Recherches analytiques.*

Par chromatographie en présence de témoins, et par les réactions colorées de KEDDE (acide dinitro-3-5-benzoïque à 0,50 p. 100) et de MARTHOUD (*m*-dinitrobenzène à 10 p. 100), nous avons mis en évidence la présence d'hétérosides cardiotoniques tant dans des tissus de Digitale que dans les milieux nutritifs ayant servi à leur prolifération (fig. 1).

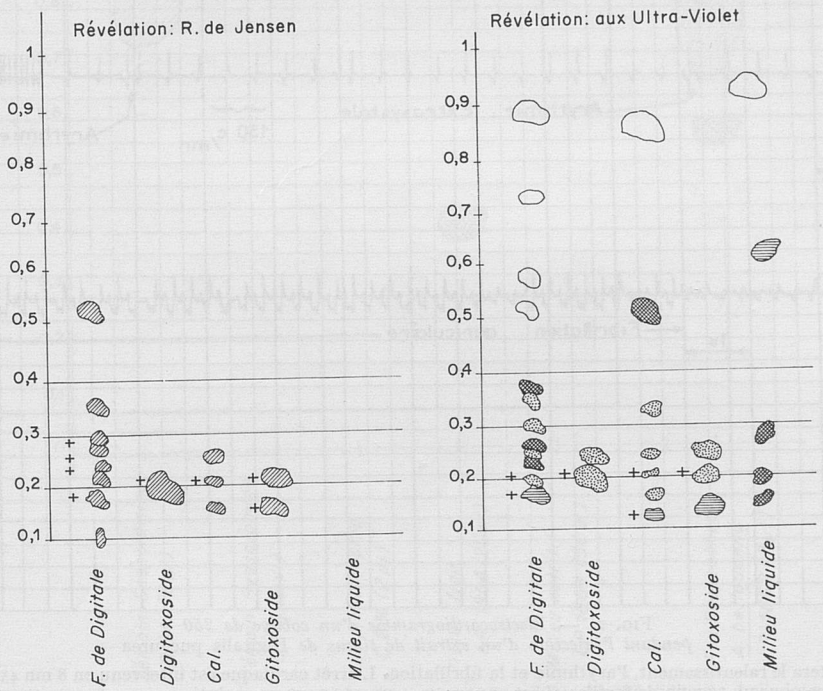


FIG. 1. — *Chromatographie d'un extrait de* Digitale pourpre
Méthode de Jensen

Chromatographie : Kieselgel G
Solvant : Méthanol 4 — Chloroforme 46

Ces résultats furent obtenus à plusieurs reprises et sur plusieurs types de tissus (PÉTIARD *et al.*, 1971).

b) *Recherches physiologiques.*

Sur 5 « souches », dont trois issues de la même par changements des conditions de culture, nous avons réalisé des extraits de cals et des extraits de milieux nutritifs. Soit séparément, soit après les avoir additionnés, nous les avons injectés au Cobaye.

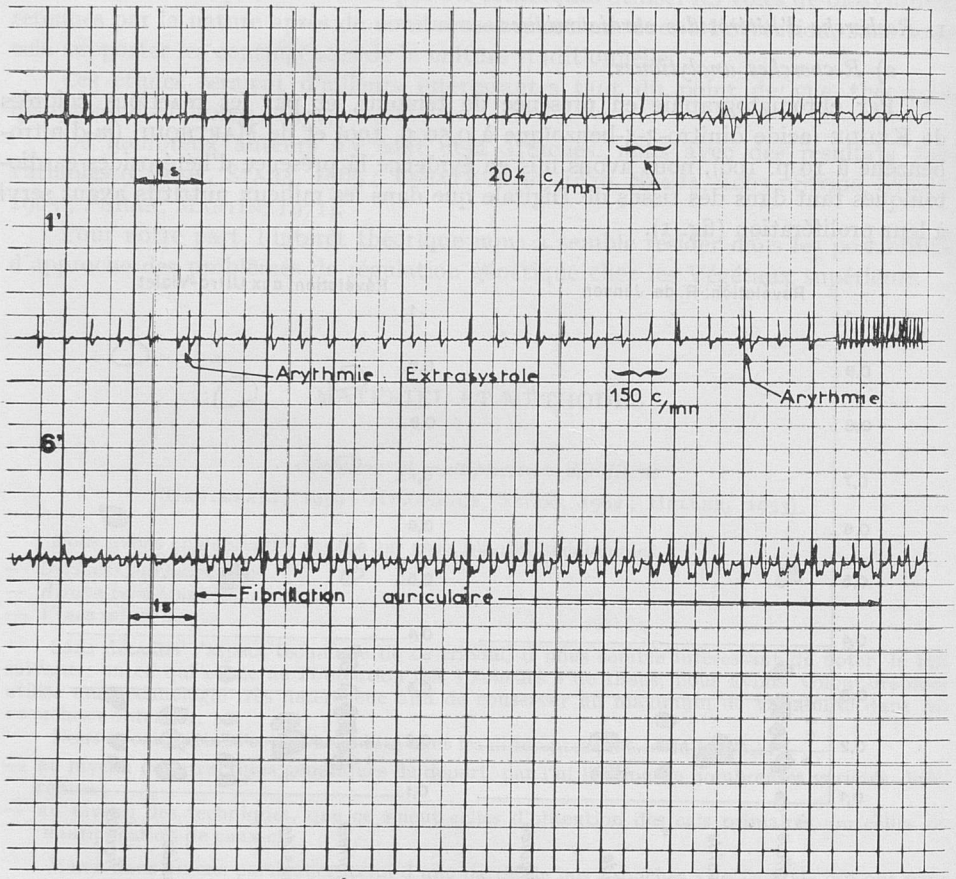


FIG. 2. — *Électrocardiogramme d'un cobaye de 250 g pendant l'injection d'un extrait de tissus de* Digitalis purpurea

On notera le ralentissement, l'arythmie et la fibrillation. L'arrêt cardiaque est intervenu en 8 mn 45 s, alors que pour un témoin de feuilles, il est apparu en 4 mn 40 s pour une solution pure, et en 11 mn pour une solution diluée au 1/3.

Poids du matériel utilisé : 1,5 g sec correspondant à 15 ml d'extrait
Vitesse d'injection : 16,5 ml/heure

Pour tous les extraits réalisés à partir de ces cinq « souches », nous avons observé avec plus ou moins d'intensité selon l'origine de l'extrait injecté, les symptômes caractéristiques suivants (PÉTIARD *et al.*, 1972) (fig. 2) :

— ralentissement,
— arythmie,
— fibrillation,
— arrêt cardiaque.

Des extraits témoins de feuilles de Digitale obtenus strictement dans les mêmes conditions ont provoqué les mêmes symptômes.

Nous avons vérifié la concordance des résultats obtenus par les deux techniques. Ainsi, des tissus présentant une activité cardiotonique positive donnent aussi des résultats positifs tant en chromatographie qu'avec les réactions colorées spécifiques.

Bien que ces essais soient peu précis du point de vue quantitatif (DUQUENNOIS,

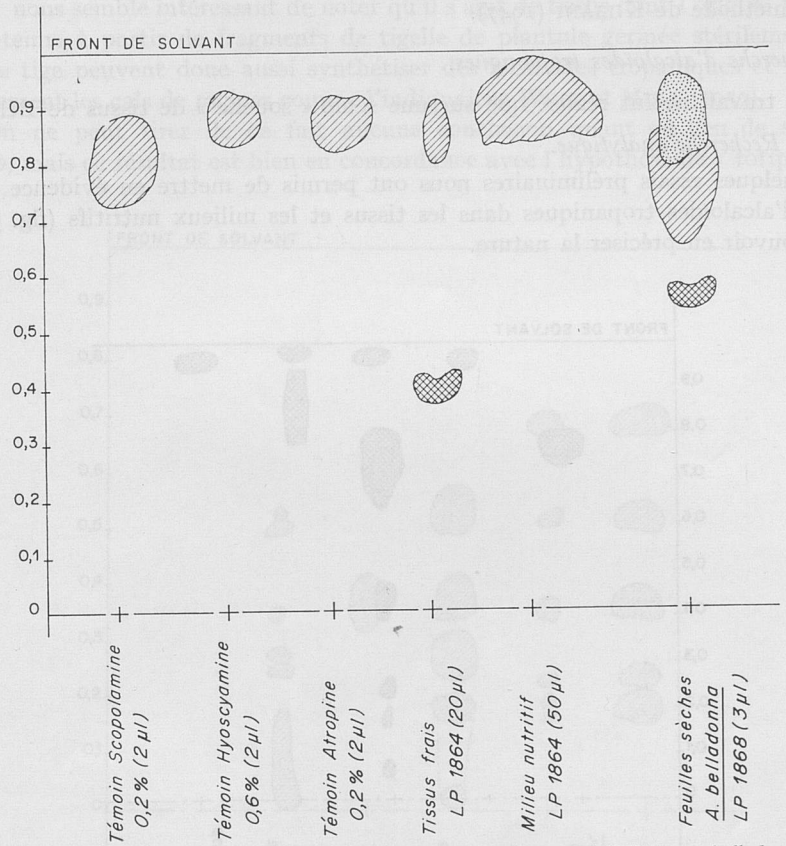


FIG. 3. — *Chromatographie d'extraits de tissus et de milieu nutritif d'*Atropa belladonna

Sur plaque cellulose
Solvant : Partridge

Orange

Vert

Violet

Révélation : Réactif de Dragendorff

1971), nous avons pu *évaluer* l'activité d'extraits de tissus en la comparant à celle d'extraits de feuilles, purs ou dilués.

L'extrait d'une de nos « souches » (tissus plus milieu correspondant) présente une activité qui est sensiblement égale à la moitié de celle présentée par un extrait de feuilles.

De plus, par cette technique de dilutions successives du témoin, nous avons pu mettre en évidence l'hétérogénéité des trois types de tissus obtenus par diversification d'une même « souche » de départ. En effet, ils ont respectivement une activité sensiblement égale au 1/2, au 1/3 et au 1/6 de celle présentée par un témoin de feuilles de Digitale.

D'autre part, après avoir obtenu une assez grande quantité de tissus (500 g frais), nous avons pu sur cet échantillon réaliser une cristallisation d'hétérosides par la méthode de KILIANI (1947).

2. *Recherche d'alcaloïdes tropaniques.*

Ce travail ne fut réalisé que sur une seule « souche » de tissus de Belladone.

a) *Recherche analytique.*

Quelques essais préliminaires nous ont permis de mettre en évidence la présence d'alcaloïdes tropaniques dans les tissus et les milieux nutritifs (fig. 3) mais sans pouvoir en préciser la nature.

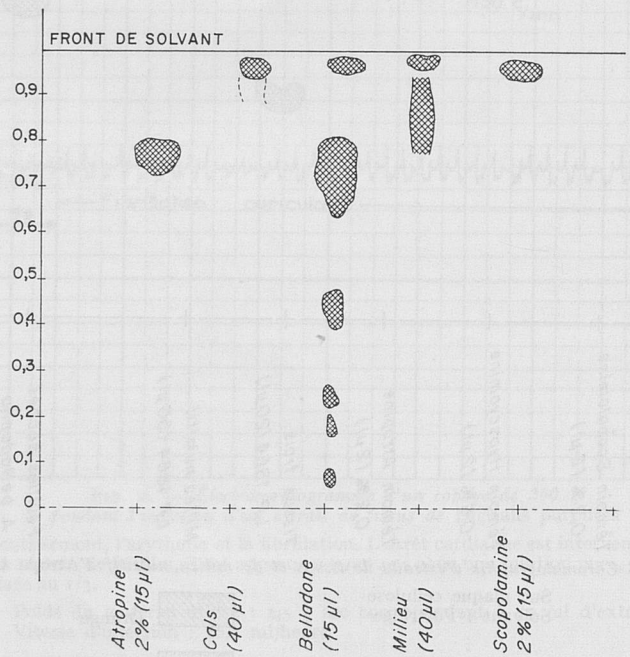


FIG. 4. — *Chromatographie d'extraits de tissus et de milieu nutritif d'*Atropa belladonna

Solvant : Acétone : 90
H_2O : 7
NH_4OH : 3

Dépôts : Extraits : 40 µl
Témoins : 15 µl

Orange

Révélation : Réactif de Dragendorff

En réalisant des extraits alcaloïdiques *purifiés* et en les chromatographiant en présence d'atropine et de scopolamine nous avons montré qu'il s'agissait essentiellement de scopolamine (fig. 4).

Les dosages par la technique de la Pharmacopée française révèlent aussi la présence d'alcaloïdes dans ces extraits.

b) *Recherche physiologique.*

Bien que fort peu spécifique des alcaloïdes tropaniques, des tests antispasmodiques ont été réalisés. Effectivement la présence de ces alcaloïdes dans des tissus implique nécessairement que des extraits de ceux-ci aient une activité antispasmodique sur organe isolé.

Les résultats de cette vérification furent aussi positifs.

Il nous semble intéressant de noter qu'il s'agit de tissus dont l'origine primaire est obtenue à partir de fragments de tigelle de plantule germée stérilement. Les cals de tige peuvent donc aussi synthétiser des alcaloïdes tropaniques et non pas uniquement les cals de racines comme l'indiquaient WEST et MIKA (1957).

On ne peut tirer de ce fait aucune conclusion quant au lieu de synthèse *in vivo*, mais ce résultat est bien en concordance avec l'hypothèse de « totipotence »

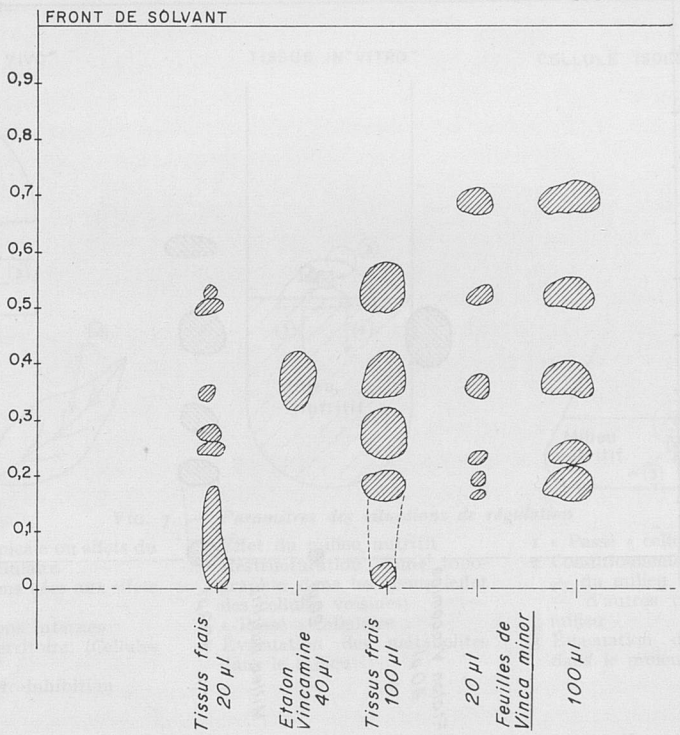


FIG. 5. — *Chromatographie d'extraits de tissus de* Vinca minor

Sur gel de silice
Solvant $CHCl_3$ 95
MeOH 5

Orange

Révélation : Réactif de Dragendorff

des cellules végétales, hypothèse tant de fois démontrée par le phénomène de régénération de plantules.

Sur le plan quantitatif, des dosages faits sur des extraits de tissus montrent que l'ensemble synthétisé par les cals, c'est-à-dire ce qui se trouve dans les tissus plus ce qui diffuse dans le milieu, représente une quantité alcaloïdique de l'ordre du 1/6 de celle trouvée dans les feuilles de la même variété récoltées avant floraison.

En utilisant des précurseurs de la biosynthèse des alcaloïdes tropaniques, nous avons obtenu des taux d'alcaloïdes nettement supérieurs, ce qui est en concordance avec les résultats des travaux de PEAUD-LENOËL sur *Datura* (1970).

3. *Recherche de vincamine.*

Pour cette recherche nous avons utilisé plusieurs « souches » de *Vinca minor*. L'origine primaire de ces « souches » était obtenue à partir de fragments de tige d'un écotype remarquable par sa richesse en vincamine en conditions naturelles (environ 0,3 p. 100 du poids sec).

Les extraits réalisés, après purification, sont chromatographiés en présence de vincamine.

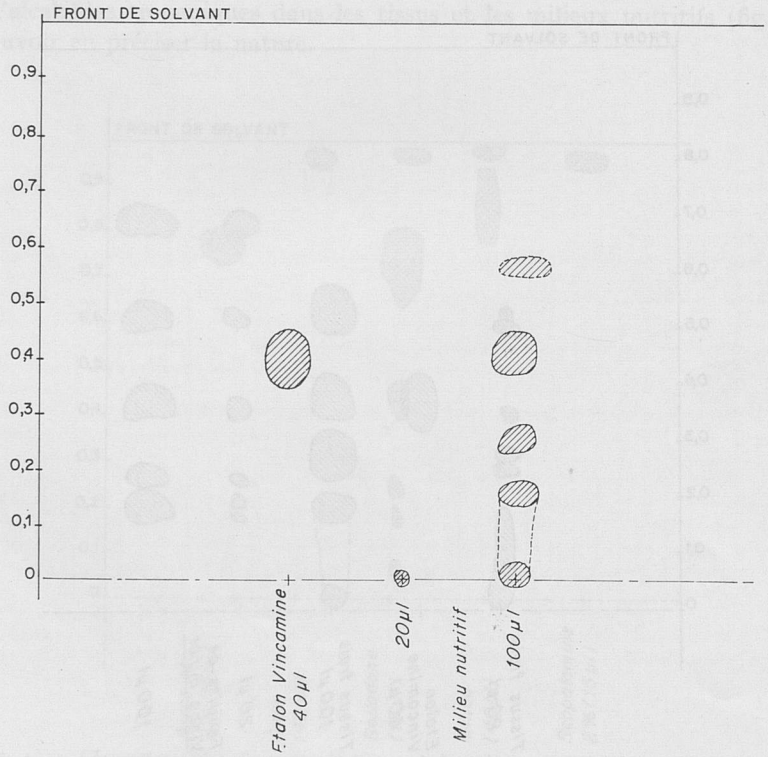


FIG. 6. — *Chromatographie d'un extrait de milieu nutritif de* Vinca minor

Sur gel de silice
Solvants $CHCl_3$ 95
MeOH 5

Orange

Révélation : Réactif de Dragendorff

On a ainsi nettement montré, sur une des « souches », la présence de vincamine dans les tissus (fig. 5) et dans les milieux nutritifs (fig. 6). On pourra noter aussi la concordance de position des différentes taches entre l'extrait de tissus et l'extrait témoin de feuilles.

Ainsi il semble que ces cellules de *Vinca minor*, qu'elles soient placées *in vitro* ou *in vivo*, peuvent dans certains cas synthétiser des alcaloïdes identiques.

Du point de vue quantitatif, nous n'avons obtenu pour l'instant aucun résultat précis. Une multiplication de la « souche » présentant des taches très nettes au niveau de la vincamine, est en cours, en vue d'obtenir une quantité de matériel suffisante pour réaliser un dosage.

DISCUSSION

Il ne s'agit ici que de mises en évidence chromatographiques ou physiologiques. Il reste indispensable de réaliser une cristallisation et une identification chimique des produits recherchés à partir des tissus et des milieux nutritifs ayant servi à leur prolifération.

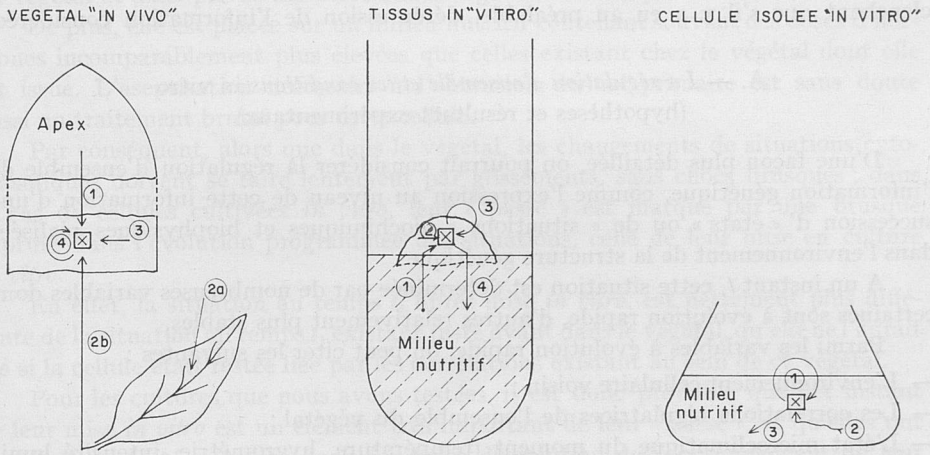


FIG. 7. — *Paramètres des situations de régulation*

1 Inhibition apicale ou effets du « passé » cellulaire
2 *a*) Corrélations liées aux effets du milieu
b) Corrélations internes
3 Effet de territoire. (Cellules voisines)
4 Effet de rétro-inhibition

1 Effet du milieu nutritif
2 Restructuration d'une topographie dans les tissus (effet des cellules voisines)
3 « Passé » cellulaire
4 Évacuation des métabolites dans le milieu

1 « Passé » cellulaire
2 Conditionnement
— du milieu nutritif
— d'autres cellules dans le milieu
3 Évacuation des métabolites dans le milieu

Néanmoins, ces travaux préliminaires montrent que pour les trois plantes médicinales étudiées, nous pouvons obtenir *in vitro* des produits du métabolisme secondaire identiques à ceux rencontrés *in vivo*.

In vivo, les structures génétiques nécessaires à ces biosynthèses ne sont proba-

blement déréprimées que si elles se trouvent dans un certain contexte de régulation correspondant à un stade précis de différenciation histologique du végétal.

Le fait que l'on obtienne les mêmes composés *in vitro* qu'*in vivo* nous amène à deux conclusions :

— ces structures génétiques sont conservées à travers le passage et le maintien *in vitro* ;

— dans ces conditions, la dérépression de ces structures est possible, bien qu'elles ne soient pas dans le contexte de régulation précis correspondant à un état de différenciation donné.

Il n'est pas à perdre de vue que les schémas de régulation génétique présentés ici, ne sont *que des hypothèses*.

D'une façon générale, chez les végétaux supérieurs, la régulation peut être envisagée schématiquement sous deux aspects :

En premier lieu, la régulation d'ensemble qui intervient sur l'ensemble de l'information. Elle ne reflète finalement que l'expression d'une succession d'états ou de situations cytoplasmiques.

En second lieu, la régulation quantitative plus spécifique, n'intervenant que sur l'information relative à un point précis du métabolisme, en dirigeant le nombre d'expressions successives de celle-ci.

Ces deux types sont bien entendu très liés : la direction quantitative ne s'enclenchant que s'il y a eu au préalable, dérépression de l'information considérée.

A. — *La régulation d'ensemble et les conditions* in vitro (hypothèses et résultats expérimentaux)

D'une façon plus détaillée, on pourrait considérer la régulation d'ensemble de l'information génétique, comme l'expression au niveau de cette information d'une succession d' « états » ou de « situations » biochimiques et biophysiques réalisées dans l'environnement de la structure génétique.

A un instant t, cette situation est déterminée par de nombreuses variables dont certaines sont à évolution rapide, d'autres relativement plus stables.

Parmi les variables à évolution rapide, on peut citer les suivantes :

— L'environnement cellulaire voisin ;

— Les corrélations régulatrices de l'ensemble du végétal ;

— L'état microclimatique du moment (température, hygrométrie, intensité lumineuse...) ;

Comme variable relativement stable, il y a essentiellement celle relative au « passé » du végétal à propos duquel on ne peut plus intervenir.

Il s'agit de l'état d'évolution du végétal dans son cycle morphogénétique, des éventuelles orientations qu'il a subies dans cette morphogenèse, de tout changement dans les voies de fonctionnement de son information l'engageant dans une chronologie de fonctionnement différente de celle qu'il aurait adoptée sans ces orientations.

Si l'une de ces variables change, la situation cytoplasmique est modifiée : le végétal, ou plus exactement les organes en voie d'orientation, se trouvent dans un nouvel « état » de régulation.

Mais cela ne se réalise que par glissements successifs donnant une construction cohérente dans sa continuité.

Considérons maintenant une culture *in vitro*, dont les conditions vont être source de perturbations et de variabilité sur cette régulation d'ensemble.

A propos des variables à évolution rapide, la situation cytoplasmique en un instant t est conséquence des conditions de culture *in vitro* telles :

— les conditions physiques (température, spectre et intensité de l'éclairement, photopériode),
— les conditions nutritives,
— les conditions d'environnement (stérilité donc absence d'un environnement habituel).

Dans l'ensemble, ces conditions sont différentes de celles que le végétal aurait rencontrées *in vivo*, ne serait-ce que par leur stabilité. Elles doivent donc déterminer des états successifs de régulation notablement différents de ceux qui auraient été définis dans le végétal.

La perturbation essentielle amenée dans la régulation d'ensemble est probablement relative à la variable que nous avons appelée « passé » cellulaire.

En effet, la mise en culture *in vitro* provoque une brusque rupture pour une cellule, au sens ou celle-ci au sein d'un fragment d'organe, est séparée de l'ensemble du végétal et ainsi privée des corrélations régulatrices auxquelles elle était soumise.

De plus, elle est placée sur un milieu nutritif contenant souvent des doses d'hormones incomparablement plus élevées que celles existant chez le végétal dont elle est issue. L'aseptisation nécessaire à l'obtention du cal primaire est sans doute aussi un traitement brutal pour cette cellule.

Par conséquent, alors que dans le végétal, les changements de situations cytoplasmiques doivent se faire lentement par glissements, sans chocs brusques ; dans le cas de cellules cultivées *in vitro*, leur « passé » est marqué par une brusque rupture dans l'évolution programmée des situations, celle de leur mise en culture *in vitro*.

En effet, la situation au temps t_2 après mise *in vitro*, est nettement plus différente de la situation au temps t_1 existant juste avant dans le végétal, qu'elle ne l'aurait été si la cellule était restée liée par les corrélations existant au sein de ce végétal.

Pour les cultures que nous avons testées, il est donc probable que cet instant de leur mise *in vitro* est un élément très important de leur « passé », et qu'elles ont en cet instant été engagées dans des voies d'évolution du fonctionnement de leur structure génétique fort différentes de celles qu'elles auraient adoptées et suivies *in vivo*.

Ainsi, les sources de variabilité au niveau de la régulation d'ensemble, amenées par les conditions *in vitro*, se localisent tant dans les variables à évolution rapide (conditions de culture *in vitro*) que dans le « passé » cellulaire fortement marqué par le passage *in vitro*.

Expérimentalement, les observations décrites précédemment à propos de la biosynthèse d'alcaloïdes ou d'hétérosides abondent dans le sens de ces hypothèses.

En ce qui concerne la variabilité de régulation provoquée par les conditions de culture *in vitro*, elle s'exprime dans les résultats obtenus sur la « souche » de Digitale que nous avons diversifiée. Par un changement des conditions de culture, nous

avons créé à partir d'un type de tissus de Digitale, trois « souches » différentes du point de vue morphologique mais aussi de celui des capacités de biosynthèse d'hétérosides.

Effectivement, comme nous l'avons vu, ces trois types ont respectivement, une activité cardiotonique du 1/2, du 1/3 et du 1/6 de celle du témoin de feuille de Digitale.

En ce qui concerne la variabilité de régulation provoquée par le passage *in vitro*, c'est-à-dire intervenant sur le « passé » du végétal, nous l'observons expérimentalement au niveau de la production d'alcaloïdes ou de glucosides dans deux résultats :

— d'une part des tissus *obtenus dans les mêmes conditions* ne sont pas tous producteurs d'alcaloïdes : certains le sont, d'autres pas du tout ;

— d'autre part des tissus ou organes non producteurs dans la plante *in vivo*, le deviennent *in vitro* (Belladone).

Que ce soit par la création des tissus ou par l'entretien et la multiplication des cultures, il semble certain que les conditions *in vitro* sont sources de variabilité au niveau de la régulation d'ensemble de l'information génétique.

Cette source de variabilité est pratiquement inexploitée aujourd'hui, et elle autorise de grands espoirs en amélioration des plantes, aussi bien en ce qui concerne les caractères de production d'alcaloïdes ou d'autres substances végétales, qu'en ce qui concerne d'autres caractères, peut-être transmissibles à des plantes régénérées sur des cals ayant subi dans leur régulation l'effet de cette variabilité.

B. — *La régulation quantitative et les conditions* in vitro (Hypothèses et résultats expérimentaux)

A côté de la régulation d'ensemble, il doit y avoir chez un végétal une régulation d'ordre quantitatif, dirigeant le nombre de lectures de l'ensemble d'information en relation directe ou indirecte avec un composé précis.

Cette régulation n'intervient probablement qu'après dérépression globale de cet ensemble d'information.

La régulation quantitative doit être aussi l'expression d'une situation cytoplasmique donnée, mais sans doute déterminée par des variables beaucoup plus spécifiques de la régulation considérée, c'est-à-dire d'une substance donnée.

Ces variables sont par exemple :

— le bilan métabolique du système dans lequel cet ensemble d'information intervient ;

— le taux de précurseur, celui de « produit fini » et celui des dérivés de dégradation, des réactions dirigées par cette information.

Ces paramètres définiront une situation cytoplasmique dont la régulation quantitative considérée sera l'expression.

Dans les conditions *in vitro*, en un instant t donné, la situation cytoplasmique de régulation quantitative sera très différente de ce qu'elle aurait été *in vivo*. En effet, de nombreux facteurs déterminent, *in vitro*, des situations cytoplasmiques très perturbées. Nous pouvons citer par exemple, le déréglement presque général du métabolisme provoqué par la présence de sucres ou d'autres substances dans le milieu nutritif, l'addition éventuelle de précurseurs ou encore l'impossibilité pour les tissus d'éliminer ailleurs que dans le milieu, certains « produits finis ».

Tous ces facteurs font que les conditions *in vitro* sont source de variabilité dans la régulation quantitative d'un ensemble d'information donné. Cette variabilité nous l'avons observée dans les résultats expérimentaux décrits précédemment.

Nous avons constaté que le taux d'hétérosides cardiotoniques d'une « souche » de tissus de Digitale atteignait sensiblement la moitié de celui d'une feuille témoin.

Ces deux valeurs sont les taux maximaux que l'on peut obtenir dans les deux cas. C'est-à-dire que pour les tissus comme pour les feuilles les tests physiologiques sont réalisés au moment où le taux d'hétérosides atteint la valeur la plus élevée : 6 semaines après repiquage, pour les tissus, environ 18 mois après semis pour la plante.

Si nous réalisons la correction relative à cette différence de temps, on constate alors que le bilan de ces biosynthèses est nettement plus élevé *in vitro* qu'*in vivo*.

Effectivement si l'on exprime le bilan de biosynthèse par le rapport activité/âge du matériel testé, nous obtenons les valeurs suivantes :

— *in vivo* : 1/78,

— *in vitro* : $\frac{1/2}{6} = 1/12$.

Le bilan métabolique serait donc 6,5 fois plus élevé *in vitro* qu'*in vivo*.

Il est à noter qu'il ne s'agit que de bilans et que ce résultat n'exprime pas les valeurs relatives des vitesses de biosynthèse.

On peut conclure de cette observation que les conditions *in vitro* ont engendré dans des tissus de Digitale, un état de régulation quantitative plus efficace, quant au bilan de production d'hétérosides, que celui existant chez le végétal en conditions naturelles.

D'autre part, l'utilisation de précurseurs et éventuellement, en milieu liquide, l'élimination continue du « produit fini » devrait permettre un accroissement de rendement dans le fonctionnement de l'ensemble d'information dirigeant une biosynthèse donnée.

Les résultats obtenus avec utilisation de précurseurs sur des tissus de Belladone ou de *Datura* (Kouassi, Peaud-Lenoël, 1970), apportent des éléments de démonstration de cette hypothèse.

Là encore, les techniques de culture *in vitro* permettent de nombreux espoirs de création de nouvelles régulations quantitatives d'une information génétique, et il s'agit également d'un domaine pratiquement inexploité.

CONCLUSION

Par les premiers résultats obtenus, cette voie de recherche se révèle très intéressante et très prometteuse, cela pour deux raisons.

D'une part, que ce soit par l'amélioration des techniques de production ou par la sélection du système génétique productif, il est certain que cette orientation doit nous conduire plus ou moins rapidement à une situation entièrement nouvelle en ce qui concerne la production industrielle de certains composés d'origine végétale.

D'autre part, les conditions *in vitro* sont source d'une importante variabilité dans l'expression de l'information génétique, et sont donc un domaine de recherche

très vaste. Une recherche sur un sujet de cette ampleur ne peut manquer de déboucher sur des données intéressantes du point de vue fondamental, en particulier à propos de la régulation génétique chez les végétaux supérieurs.

Reçu pour publication en décembre 1971.

SUMMARY

PRESENCE OF GLUCOSIDES AND ALCALOIDES IN PLANT TISSUE CULTURES

We have established and propagated three medicinal plant tissue cultures : *Digitalis purpura* EHR., *Atropa belladonna* L., *Vinca minor* L. with the object of studying their metabolic potentialities.

In all three cases, we have shown, in the tissues and corresponding media, the same compounds as those of pharmaceutical interest extracted from the whole plant.

The presence of these alcaloides and glucosides in both *in vitro* cultures and tissues separated from the differentiated whole, give concrete hopes for the industrial use of tissue cultures.

From the theoretical point of view, these results allow us to advance several hypotheses regarding genetical regulation in higher plants.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CAREW D.,P., STABA E. J., 1965. Plant tissue culture : Its fundamentals, application and relationship to medicinal plant studies. *Lloydia*, **28**, 1, 1-26.

DUQUENNOIS P., 1971. A la recherche d'une méthode d'évaluation de l'activité thérapeutique et de la valeur industrielle de la feuille de Digitale pourprée. *Plantes médicinales et phytothérapie*, **5**, 3, 240-252.

GAUTHERET R., 1959. *La culture des tissus végétaux, techniques et réalisations*. Masson, Paris, 863 pages.

HELLER R., 1953. Recherches sur la nutrition minérale des tissus végétaux cultivés *in vitro*. *Ann. Sci. nat. Bot. Biol. vég.*, Sec. 2, 1-225.

KILIANI, 1947. Procédé d'extraction de la digitaline. In LEBEAU et et COURTOIS *Traité de pharmacie chimique*, **4**, 4065-4066.

KOUASSI B., PEAUD-LENOËL C., 1970. Sur la biosynthèse des alcaloïdes tropaniques par les cultures de tissus de *Datura metel*. *C. R. Séances Soc. Biol.*, **164**, 1, 46-53.

MURASHIGE T., SKOOG F., 1962. A revised medium for rapid growth of bio assays with Tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.*, **15**, 473-497.

PETIARD V., DEMARLY Y., PARIS R.-R., 1971. Mise en évidence d'hétérosides cardiotoniques dans les cultures de tissus de *Digitalis purpurea*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, Ser. D, **272**, 1365-1367.

PÉTIARD V., DEMARLY Y., PARIS R.-R., 1972. Mise en évidence physiologique de substances cardiotoniques dans les cultures *in vitro* de tissus de *Digitalis purpurea*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, Sér. D, **274**, 846-847.

PUHAN Z., MARTIN S. M., 1971. The industrial potential of plant cell culture. *Prog. ind. Microbiol.*, **9**, 13-39.

STABA E. J., 1963. The biosynthetic potential of plant tissue cultures· *Develop. ind. Microbiol.*, **4**, 193-198.

STOHS S. J., STABA E. J., 1965. Production of cardiac glycosides by plant tissue culture. III. Biotransformation of Digitoxigenin and related substances. *J. pharm. Sci.*, 54, 56-58.

TABATA M., YAMAMOTO H., HIRAOKA N., 1970. Alkaloid production in the tissue cultures of some Solanaceous plants. *Les cultures de tissus de Plantes*, Strasbourg, 6-10 juillet 1970, C. N. R. S., Paris, 389-402.

TURNER T. D., 1971. La culture des tissus végétaux. *Bull. Ordre. Pharm.*, **139**, 1037-1083.

WEST F. R MIKA E. J., 1957. Synthesis of atropine by isolated roots and root-callus cultures of Belladonna. *Bot. Gaz.*, **119**, 50-54.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (4), 375-387.

OBTENTION D'HYBRIDES ENTRE QUATRE ESPÈCES PÉRENNES DU GENRE *TRIFOLIUM*

D. MAIZONNIER
avec la collaboration technique d'Annie MOESSNER

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches I. N. R. A.,
B. V. 1540, 21034 Dijon

RÉSUMÉ

L'étude des possibilités d'hybridation entre quatre espèces pérennes du genre *Trifolium*, deux diploïdes (*T. alpestre* et *T. rubens*) et deux polyploïdes (*T. sarosiense* et *T. medium*) a révélé que l'espèce *T. rubens* est probablement éloignée des trois autres.

Par contre, des hybrides à 32 chromosomes entre *T. sarosiense* ($2n = 48$) et *T. alpestre* ($2n = 16$) ont pu être réalisés ainsi qu'une série d'hybrides ayant des nombres chromosomiques voisins de $2n = 56$, 64 et 72 entre *T. sarosiense* et deux formes de *T. medium*, l'une à $2n = 63 \pm \varepsilon$, l'autre à $2n = 80 \pm \varepsilon$. Tous ces hybrides sont fertiles.

L'origine et l'évolution des espèces sont discutées.

Mots clés : Trifolium, *trèfles pérennes, hybrides interspécifiques, origine, évolution.*

INTRODUCTION

Il semble généralement admis depuis quelques années que l'une des voies susceptibles d'apporter de nouvelles améliorations à l'espèce cultivée *Trifolium pratense* L., en particulier en ce qui concerne sa pérennité, puisse passer par l'hybridation interspécifique. Or, si le Trèfle violet est une espèce relativement bien connue tant sous ses formes diploïdes que tétraploïdes, il n'en est pas ainsi des espèces pérennes voisines qui, par leurs particularités morphologiques ou biologiques, pourraient apporter, par hybridation, des caractères désirables.

Une meilleure connaissance de ces espèces, notamment en ce qui concerne leur nombre chromosomique, leur mode de reproduction et leur aptitude à fournir une

descendance lorsqu'elles sont croisées entre elles, nous a paru une étape nécessaire avant de choisir l'espèce ou l'hybride interspécifique paraissant le plus apte à être utilisé dans un programme de sélection visant à améliorer le Trèfle violet.

Parmi les trèfles pérennes, deux espèces diploïdes : *T. alpestre* L. et *T. rubens* L., et deux espèces polyploïdes : *T. medium* L. et *T. sarosiense* GROSSH. ont été impliquées dans une série de tentatives de croisements interspécifiques dont nous rapportons ici les résultats.

Cette étude nous a permis d'émettre quelques hypothèses quant aux liens de parenté pouvant exister entre les espèces utilisées.

TRAVAUX ANTÉRIEURS

De nombreux croisements entre espèces du genre *Trifolium* ont été tentés depuis que WEXELSEN (1928) a échoué dans ses tentatives d'hybridations impliquant neuf d'entre elles. Quelques hybrides ont pu être obtenus dans des croisements contrôlés entre certaines espèces : c'est ainsi, par exemple, que ARMSTRONG (1968) et ARMSTRONG et CLEVELAND (1970) ont réussi à hybrider *T. pratense* L. avec *T. pallidum* WALDST. et KIT. et que STARSYKI (1969) a obtenu des hybrides entre *T. pratense* L. et *T. repens* L.

Des tests de compatibilité interspécifique utilisant le greffage (Alice EVANS, 1962) ou la chromatographie (ABDEL-TAWAB, 1968) ont été mis au point. Des techniques particulières telles que les cultures d'embryons (KEIM, 1953 ; Alice EVANS, 1962 ; Crystal PARKS *et al.*, 1966) ou l'action de températures élevées (DADSON, 1969 ; NEWTON *et al.*, 1970) ont été employées avec des succès divers suivant les espèces envisagées. Grâce à de telles techniques, des hybrides entre *T. repens* L. et *T. nigrescens* VIV. ou entre *T. ambiguum* M. B. et *T. hybridum* L. ont pu être obtenus. Mais, à notre connaissance, les croisements impliquant *T. pratense* L. et les espèces pérennes que nous avons étudiées n'ont jamais produit d'hybrides viables.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour cette étude quatre espèces réputées pérennes et paraissant avoir des caractères morphologiques assez voisins de ceux du Trèfle violet ont été mises en observation. Ce sont :

— d'une part, *T. alpestre* L., *T. rubens* L. et *T. medium* L. qui sont classées dans la tribu des Eulagopus, à laquelle appartient également *T. pratense* L.,

— d'autre part, *T. sarosiense* GROSSH., espèce peu connue, mais très voisine de *T. medium* L. qui fait vraisemblablement partie de la même tribu.

Parmi les quatre espèces retenues nous avons, dans la mesure du possible, utilisé différents écotypes :

— *T. alpestre* L. : un seul écotype provenant de Fixin (Côte-d'Or),
— *T. rubens* L. : trois origines : Bourberain et Corcelles-les-Monts (Côte-d'Or), Peira Cava (Alpes Maritimes),
— *T. medium* L. : six origines : Broin (Côte-d'Or), Lure (Haute-Saône), Turini (Alpes Maritimes), Turin (Italie), Pruhonice (Tchécoslovaquie), Ottawa (Canada),
— *T. medium* var. *balcanicum* VEL. : une origine : Pruhonice (Tchécoslovaquie),
— *T. sarosiense* GROSSH. : une origine : Pruhonice (Tchécoslovaquie).

Ce matériel a été mis en observation, en pépinière, pendant trois années. Des plantes cultivées en pots ont aussi été utilisées pour effectuer certains croisements en serre. Les croisements intra- et interspécifiques ont toujours été faits à la main et sans castration. Comme on le pratique généralement chez les trèfles, le pollen d'une plante est apporté sur le stigmate de la plante choisie comme partenaire à l'aide d'un crayon avec lequel on opère le déclenchement. Sauf dans les cas de disparition prématurée, les descendants hybrides sont séparés des rares descendants issus d'autofécondation par comptages chromosomiques. Toutes les graines obtenues dans les différents croisements ont toujours été mises à germer, après scarification, dans des boîtes de Petri au laboratoire. Les plantules sont ensuite élevées dans des godets, en serre, jusqu'au stade rosette.

Les dénombrements chromosomiques des espèces diploïdes (*T. rubens* et *T. alpestre*) ont été faits sur pointes de racines à l'aide de la technique décrite par MAIZONNIER (1968). Pour les espèces polyploïdes, le temps de préfixation au froid a été prolongé : il a été porté à 24 heures au lieu de 6.

RÉSULTATS

A. — *Nombres chromosomiques et pérennité des espèces étudiées*

Le tableau I indique les nombres chromosomiques rencontrés dans les espèces étudiées.

TABLEAU I

Résultats des dénombrements chromosomiques effectués sur les différentes espèces pérennes étudiées

Espèces ou variétés étudiées	Nombres chromosomiques observés	Nombre chromosomique le plus fréquemment observé	Nombre de plantes examinées
T. alpestre L.	16	16	10
T. rubens L.	16	16	16
T. sarosiense GROSSH.	48	48	33
T. medium var. *balcanicum* VEL.	61 à 64	63	6
T. medium L. (Tchécoslovaquie)	61 à 64	63	20
T. medium L. (France, Italie, Canada)	75 à 81	80	33

T. alpestre L. et *T. rubens* L. présentent 16 chromosomes comme l'indiquent DARLINGTON et WYLIE, (1961).

Le nombre chromosomique de *T. sarosiense* GROSSH. ($2n = 48$) est identique a celui que CINCURA (1965) a indiqué pour *T. sarosiense* HAZSL. Peut-être s'agit-il de deux écotypes de la même espèce décrits indépendamment par deux botanistes.

Si des nombres voisins de $2n = 80$ chromosomes ont déjà été signalés pour *T. medium* (BRITTEN, 1963 ; ROBERTSON et ARMSTRONG, 1964), des nombres proches de $2n = 63$ chromosomes n'ont, à notre connaissance, jamais été rencontrés chez aucune espèce de Trèfle. Or c'est le cas pour *T. medium* L. et *T. medium* var. *balcanicum* VEL., tous deux originaires de Tchécoslovaquie. Il semble qu'il s'agisse d'une seule et même espèce : les nombres chromosomiques, la morphologie, la facilité de croisement et la haute fertilité de leurs hybrides nous a amené a en faire un groupe unique, celui des *T. medium* à $2n = 63 \pm \varepsilon$.

T. alpestre est pérenne et il se maintient grâce à la production d'un réseau de courts rhizomes alors que *T. rubens* possède une forte racine pivotante. Ces deux espèces ont un port érigé.

T. sarosiense et les différentes formes et origines de *T. medium* produisent de nombreux et longs rhizomes grâce auxquels ces espèces sont très vivaces et couvrantes. A partir d'une plante, une plage d'un diamètre supérieur à 50 cm peut s'installer dès la seconde année de végétation et transformer la pépinière en un tapis continu. Ces espèces ont un port rampant.

Toutes les espèces se sont maintenues en pépinière pendant trois années. Leur pérennité est donc supérieure à celle du Trèfle violet qui, pour différentes raisons, a souvent des difficultés à se maintenir pendant deux ans.

B. — *Régime de reproduction des espèces étudiées*

Le tableau 2 indique la fertilité (graines récoltées pour 100 fleurs individuelles pollinisées) obtenue en procédant à des autofécondations et à des croisements à l'intérieur de chacune des espèces étudiées.

TABLEAU 2

Autofertilité et fertilité, en croisements intraspécifiques, des différentes espèces étudiées

Espèces étudiées	Fertilité en autofécondation (graines/100 fleurs)		Fertilité en croisement intraspécifique (graines/100 fleurs)	
	Autofertilité moyenne (1)	Nbre de fleurs autofécondées	Fertilité moyenne (1)	Nbre de fleurs croisées
T. alpestre $2n = 16$	0	1 250	9,5	900
T. rubens $2n = 16$	0,3	750	30,5	1 050
T. sarosiense $2n = 48$	2,9 (0 — 16)	1 055	32,4 (21 — 75)	2 655
T. medium $2n = 63 \pm \varepsilon$	2,2 (0 — 8)	1 285	40,1 (15 — 68)	1 365
T. medium $2n = 80 \pm \varepsilon$	4,9 (0 — 18)	1 425	26,3 (3 — 63)	2 560

(1) Les chiffres figurant entre parenthèses en dessous des valeurs moyennes de l'autofertilité et de la fertilité en croisement représentent les valeurs individuelles extrêmes observées. Nous n'avons pas enregistré les résultats correspondants pour *T. alpestre* et *T. rubens*.

En ce qui concerne l'autofertilité, nous avons pu confirmer les conclusions d'Alice Evans (1962) : *T. alpestre* et *T. rubens* sont très fortement autostériles. Par contre, les espèces polyploïdes peuvent produire une quantité de graines variable,

et parfois assez importante pour une plante déterminée, à l'intérieur d'une même espèce, voire d'une même population. Ces espèces ne semblent pas posséder un système d'autoincompatibilité strict.

Quant à la fertilité obtenue dans les croisements intraspécifiques, on peut remarquer qu'elle est très faible chez *T. alpestre*, mais peut-être a-t-elle été sous-estimée, les croisements ayant été faits en pépinière, dans des conditions défavorables. On peut aussi noter une variation individuelle de fertilité très importante à l'intérieur de chacune des espèces polyploïdes pour lesquelles on a pu chiffrer les fertilités individuelles.

Les espèces pérennes étudiées sont fortement autostériles, ce qui nous a permis d'effectuer tous nos croisements interspécifiques sans castration et de n'obtenir qu'un petit nombre de descendants issus d'autofécondation.

C. — *Étude des possibilités de croisements interspécifiques*

Le tableau 3 résume l'ensemble des résultats obtenus en croisant entre elles les quatre espèces envisagées. Dans l'exposé des résultats, la première plante citée dans un croisement est la plante utilisée comme femelle.

TABLEAU 3

Résumé des résultats des croisements interspécifiques

♀ \ ♂	*T. alpestre* $2n = 16$	*T. rubens* $2n = 16$	*T. sarosiense* $2n = 48$	*T. medium* $2n = 63 \pm \varepsilon$	*T. medium* $2n = 80 \pm \varepsilon$
T. alpestre $2n = 16$		+	—	0	0
T. rubens $2n = 16$	—		+	0	—
T. sarosiense $2n = 48$	+	+		+	+
T. medium $2n = 63 \pm \varepsilon$	0	0	+		+
T. medium $2n = 80 \pm \varepsilon$	—	—	+	+	

0 : croisements non tentés.
\+ : croisements tentés et réussis.
— : croisements tentés et non réussis.

1. *Résultats des croisements entre espèces diploïdes.*

Le croisement *T. alpestre* × *T. rubens* a produit 18 graines pour environ 150 fleurs pollinisées. La mise en germination de ces graines a fourni 10 plantules déficientes chlorophylliennes, du type xantha, qui n'ont pas survécu au-delà du stade à deux

cotylédons. Aucun examen cytologique n'a pu être pratiqué sur ces plantules mais étant donné la forte autostérilité de *T. alpestre* et la déficience chlorophyllienne des descendants, leur origine hybride est hautement probable. En effet des individus chlorotiques ont été plusieurs fois signalés parmi les hybrides : ARMSTRONG et CLEVELAND (1970) pour le croisement *T. pratense* × *T. pallidum*, DADSON (1969), pour le croisement *T. pratense* × *T. sarosiense*. Par ailleurs (voir plus loin), quelques-uns de nos croisements ont produit des individus hybrides déficients chlorophylliens à des degrés variables. Les huit autres graines n'ont pas germé.

Le croisement réciproque n'a produit aucune graine pour un nombre équivalent de fleurs pollinisées.

2. *Résultats des croisements entre espèces diploïdes et polyploïdes.*

Le tableau 4 indique les résultats des croisements effectués entre espèces diploïdes et polyploïdes.

Le croisement *T. alpestre* × *T. sarosiense* n'a pas produit de descendants hybrides alors que le croisement réciproque en a donné quatre. Les dénombrements chromosomiques ont révélé que trois d'entre eux avaient 32 chromosomes comme on pouvait l'attendre de l'union d'un gamète à 24 chromosomes de *T. sarosiense* et d'un gamète à 8 chromosomes de *T. alpestre*. La quatrième plante hybride avait 40 chromosomes ce que l'on peut expliquer par le fonctionnement d'un gamète mâle non réduit de *T. alpestre*. Le comportement méiotique de ces deux types d'hybrides n'a pas été analysé.

Les graines produites à la suite du croisement *T. rubens* × *T. sarosiense*, effectué dans les deux sens, ont donné naissance à des plantules déficientes chlorophylliennes. Bien qu'aucun examen cytologique n'ait pu être pratiqué sur ces plantules avant leur disparition, on peut penser qu'elles étaient hybrides.

Les croisements entre les deux espèces diploïdes d'une part et *T. medium* à $2n = 80 \pm \varepsilon$ chromosomes d'autre part n'ont pas produit de descendance hybride. Seule la forte mortalité des plantules issues du croisement *T. medium* × *T. alpestre* pourrait laisser supposer que certaines d'entre elles étaient hybrides. Cependant cette descendance ne contenait pas d'individus déficients chlorophylliens.

3. *Résultats des croisements entre espèces polyploïdes.*

Les résultats mentionnés au tableau 5 font apparaître que les six combinaisons possibles entre *T. sarosiense* et les deux formes de *T. medium* sont interfertiles quel que soit le sens du croisement. Cependant un plus grand nombre d'individus hybrides est obtenu lorsque le parent femelle est celui qui a le nombre chromosomique le plus élevé. L'hybride semblant le moins facile à réaliser est celui qui implique *T. sarosiense* ($2n = 48$) et la forme de *T. medium* à $2n = 80 \pm \varepsilon$. Ces deux espèces sont celles dont les nombres chromosomiques sont les plus différents. Une trop grande différence entre les nombres chromosomiques pourrait être, chez les trèfles, l'un des facteurs contribuant à diminuer les chances de croisement entre deux espèces.

Par suite de la formation de gamètes aneuploïdes chez les deux formes de *T. medium*, leurs descendants ont des nombres chromosomiques variables ce qui n'affecte apparemment ni leur morphologie ni leur vigueur.

Parmi les plantules mortes issues de ces différents croisements, certaines étaient

TABLEAU 4

Résultats des croisements entre espèces diploïdes et polyploïdes

Parent ♀	Parent ♂	Nombre de fleurs femelles pollinisées	Nombre de graines récoltées	Nombre de plantules obtenues	Nombre de plantules mortes	Nombre de descendants issus d'auto-fécondation	Nombre de descendants hybrides
T. alpestre ($2n = 16$)	*T. sarosiense* ($2n = 48$)	550	2	2	0	2	0
T. sarosiense ($2n = 48$)	*T. alpestre* ($2n = 16$)	1 750	8	8	3	1	4
T. rubens ($2n = 16$)	*T. sarosiense* ($2n = 48$)	1 860	4	4	3*	1	0
T. sarosiense ($2n = 48$)	*T. rubens* ($2n = 16$)	1 595	11	10	2*	8	0
T. alpestre ($2n = 16$)	*T. medium* ($2n = 80 \pm \varepsilon$)	—	—	—	—	—	—
T. medium ($2n = 80 \pm \varepsilon$)	*T. alpestre* ($2n = 16$)	920	30	27	13	14	0
T. rubens ($2n = 16$)	*T. medium* ($2n = 80 \pm \varepsilon$)	860	2	2	0	2	0
T. medium ($2n = 80 \pm \varepsilon$)	*T. rubens* ($2n = 16$)	690	0	0	0	0	0

Le signe * indique que les plantules mortes étaient déficientes chlorophyliennes

TABLEAU 5

Résultats des croisements entre espèces polyploïdes

Parent ♀	Parent ♂	Nombre de fleurs femelles pollinisées	Nombre de graines récoltées	Nombre de plantules obtenues	Nombre de plantules mortes	Nombre de descendants issus d'auto-fécondation	Nombre de descendants hybrides	Nombre chromosomique des plantes hybrides
T. sarosiense ($2n = 48$)	*T. medium* ($2n = 63 \pm \varepsilon$)	35	7	7	5	0	2	56
T. medium ($2n = 63 \pm \varepsilon$)	*T. sarosiense* ($2n = 48$)	40	21	21	6	0	15	54 à 57
T. sarosiense ($2n = 48$)	*T. medium* ($2n = 80 \pm \varepsilon$)	440	27	24	9	14	1	65
T. medium ($2n = 80 \pm \varepsilon$)	*T. sarosiense* ($2n = 48$)	655	15	15	5	2	8	60 à 65
T. medium ($2n = 63 \pm \varepsilon$)	*T. medium* ($2n = 80 \pm \varepsilon$)	145	13	11	3	5	3	70 à 72
T. medium ($2n = 80 \pm \varepsilon$)	*T. medium* ($2n = 63 \pm \varepsilon$)	150	49	44	6	0	38	68 à 73

TABLEAU 6

Fertilité des hybrides interspécifiques autofécondés et croisés

Types d'hybrides	Nombre chromosom.	Nombre de plantes utilisées	Fertilité en autofécondation (graines/100 fleurs)		Fertilité en croisement (graines/100 fleurs)	
			Autofertilité moyenne	Nbre de fleurs autofécondées	Fertilité moyenne	Nombre de fleurs croisées
T. sarosiense × *T. alpestre*	32	3	0	380	6,8	260
T. sarosiense × *T. alpestre*	32 et 40	4			5,1	685
T. sarosiense × *T. medium* ($2n = 63 \pm \varepsilon$)	$56 \pm \varepsilon$	5	0	450	20,7	715
T. medium ($2n = 63 \pm \varepsilon$) × *T. medium* ($2n = 80 \pm \varepsilon$)	$70 \pm \varepsilon$	17	1,8	485	9,8	1 890

déficientes chlorophylliennes à différents degrés et parmi les hybrides ayant survécu, les chimères chlorophylliennes de type sectoriel étaient fréquentes. Chez les hybrides panachés, les secteurs albinos disparaissent en général assez rapidement.

D. — *Fertilité des hybrides interspécifiques obtenus*

D'après le tableau 6 on peut voir que les hybrides interspécifiques obtenus sont plus ou moins fertiles selon les cas mais qu'ils produisent toujours des graines lorsqu'ils sont croisés à l'intérieur de chaque descendance hybride. Par contre, comme les espèces parentes, ils montrent une forte autostérilité.

Les graines obtenues dans les croisements ont généralement bien germé. Les nombres chromosomiques des plantules ainsi obtenues n'ont pas encore été déterminés. Parmi celles-ci, certaines ont manifesté de légères déficiences chlorophylliennes, de type *viridis*, ayant tendance à disparaître au fur et à mesure de leur croissance.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'ensemble des résultats obtenus dans les différents types de croisements énoncés amène à se poser un certain nombre de questions et à émettre quelques hypothèses concernant les liens de parenté pouvant exister entre les espèces étudiées.

En premier lieu, on peut se demander pourquoi la plupart des croisements interspécifiques ont donné naissance à des individus déficients chlorophylliens à différents degrés. Comme nous l'avons indiqué précédemment, ce phénomène a déjà été signalé par un certain nombre de chercheurs parmi lesquels on peut citer Dadson (1969) et Newton *et al.* (1970). S'il est difficile de trouver une réponse à une telle question, il n'est peut-être pas impossible de permettre à ces hybrides de vivre, éventuellement de se pigmenter, de fleurir et de fournir une descendance en utilisant des techniques telles que les cultures *in vitro* ou les greffes. Cela pourrait aussi permettre de prouver que ce sont bien des hybrides.

En second lieu, ces résultats montrent qu'il est plus facile d'obtenir une descendance hybride entre plantes possédant des nombres chromosomiques assez proches qu'entre plantes ayant des nombres chromosomiques éloignés. Il est remarquable aussi que l'on obtienne une fréquence de descendants hybrides plus forte lorsque le parent femelle est celui qui a le nombre chromosomique le plus élevé. Ce phénomène n'est d'ailleurs pas uniquement lié aux hybridations interspécifiques, puisqu'il a pu être mis en évidence lors de croisements entre formes diploïdes naturelles et tétraploïdes artificielles de *T. pratense* (Maizonnier, 1969).

Le genre *Trifolium* groupe des espèces dont les nombres de base les plus fréquents sont $x = 7$ comme chez *T. pratense* ou $x = 8$ comme c'est le cas pour *T. alpestre* et *T. rubens*. En dépit d'un nombre de base identique, ces deux dernières espèces diploïdes sont vraisemblablement éloignées l'une de l'autre. En effet, d'une part leurs aspects morphologiques et leurs modes de pérennité sont différents, d'autre part elles ont produit peu de graines en croisement et les rares plantules obtenues sont létales. Pour les mêmes raisons, *T. rubens* n'est probablement pas une espèce très proche de *T. sarosiense* et des différentes formes de *T. medium*.

Par contre, l'obtention d'hybrides fertiles, entre *T. sarosiense* et *T. alpestre*

d'une part, *T. sarosiense* et *T. medium* à $2n = 80 \pm \varepsilon$ d'autre part, est certainement un bon indice de parenté entre ces trois espèces qui par ailleurs sont morphologiquement très proches l'une de l'autre.

Les résultats obtenus ne peuvent pas apporter beaucoup de précisions quant à l'origine de *T. medium* à $2n = 80 \pm \varepsilon$ (probablement décaploïde à base 8), sinon que cette espèce possède peut-être un certain degré de parenté avec *T. alpestre* puisque les deux espèces peuvent s'hybrider avec une même troisième, *T. sarosiense*.

En ce qui concerne l'origine de *T. sarosiense*, l'hypothèse la plus simple est que cette espèce soit un hybride naturel entre *T. alpestre* et *T. medium* à 80 chromosomes. L'étude de l'aire de répartition géographique des deux espèces devrait permettre de savoir si cette hybridation a été possible. Dans la descendance des croisements que nous avons effectués entre *T. medium* ($2n = 80 \pm \varepsilon$) et *T. alpestre*, nous n'avons pas trouvé d'hybrides confirmés par un dénombrement chromosomique. Il est cependant permis de penser que dans le nombre élevé de plantules disparues très tôt (voir tableau 4) pouvaient se trouver des hybrides. L'origine autohexaploïde de *T. sarosiense* après autotétraploïdisation de *T. alpestre* et fonctionnement d'un gamète non réduit paraît peu probable.

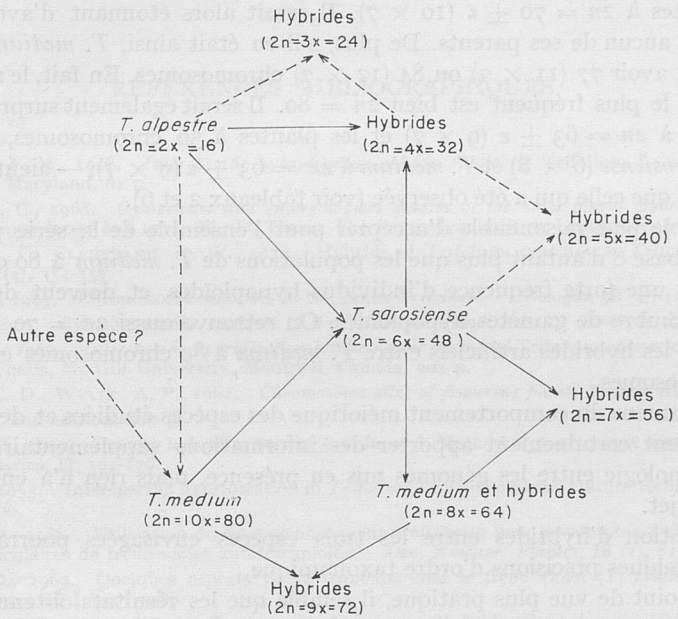


FIG. 1. — *Possibilités d'hybridations entre trois des quatre espèces étudiées*
Les espèces naturelles de départ sont en italique.
Les flèches en traits pleins indiquent que les hybrides ont été réalisés.
Les flèches en pointillés indiquent d'autres possibilités d'hybridations.

Si l'on admet l'hypothèse de l'origine hybride de *T. sarosiense*, l'ensemble des croisements effectués peut se résumer par la figure 1. La forme de *T. medium* à $63 \pm \varepsilon$ chromosomes originaire de Tchécoslovaquie serait un hybride naturel entre *T. medium* à $80 \pm \varepsilon$ et *T. sarosiense*, hybride que nous avons pu synthétiser artificiellement.

D'autres combinaisons nous ont permis d'obtenir de nouveaux hybrides

à $2n = 32, 56 \pm \varepsilon, 70 \pm \varepsilon$. Nous avons donc actuellement une série de trèfles pérennes, du type de *T. medium*, allant de $2n = 48$ jusqu'à $2n = 80$ chromosomes avec des aneuploïdes intermédiaires.

La réussite des croisements entre *T. alpestre* et l'hybride (*T. sarosiense* $\times$ *T. alpestre*) devrait donner naissance à un nouvel hybride à 24 chromosomes, de même que le croisement entre *T. sarosiense* et l'hybride (*T. sarosiense* $\times$ *T. alpestre*) devrait produire un autre hybride à 40 chromosomes. Ces derniers essais d'hybridation n'ont pas encore été faits. Ainsi, nous devrions obtenir finalement une série continue de trèfles pouvant avoir $2n = 16, 24, 32, 40, 48, 56, 64, 72$ et 80 chromosomes.

Il convient de souligner que la figure 1 est entièrement construite sur l'hypothèse d'une série polyploïde à base 8. Or le nombre chromosomique rencontré le plus fréquemment dans les populations naturelles de *T. medium* à $2n = 63 \pm \varepsilon$ est bien 63 (multiple de 7) et non 64 comme on pourrait l'attendre de l'union d'un gamète à 24 chromosomes de *T. sarosiense* et d'un gamète à 40 chromosomes de *T. medium* à $2n = 80 \pm \varepsilon$.

Dans l'hypothèse d'une série à base 7, les plantes à $2n = 63 \pm \varepsilon$ (9×7) pourraient être considérées comme des hybrides entre les plantes à $2n = 56 \pm \varepsilon$ (8×7) et les plantes à $2n = 70 \pm \varepsilon$ (10×7). Il serait alors étonnant d'avoir rencontré l'hybride et aucun de ses parents. De plus, s'il en était ainsi, *T. medium* à $2n = 80 \pm \varepsilon$ devrait avoir 77 (11×7) ou 84 (12×7) chromosomes. En fait, le nombre chromosomique le plus fréquent est bien $2n = 80$. Il serait également surprenant que les *T. medium* à $2n = 63 \pm \varepsilon$ (9×7) et les plantes à 56 chromosomes, — hybrides entre *T. sarosiense* (6×8) et *T. medium* à $2n = 63 \pm \varepsilon$ (9×7), — aient une fertilité aussi bonne que celle qui a été observée (voir tableaux 2 et 6).

Il semble plus raisonnable d'accepter pour l'ensemble de la série polyploïde le nombre de base 8 d'autant plus que les populations de *T. medium* à 80 chromosomes contiennent une forte fréquence d'individus hypoploïdes, et doivent donc produire un grand nombre de gamètes hypoploïdes. On retrouve aussi $2n = 70 \pm \varepsilon$ (au lieu de 72) dans les hybrides artificiels entre *T. medium* à 80 chromosomes et *T. medium* à 63 chromosomes.

Des examens du comportement méiotique des espèces étudiées et de leurs hybrides pourraient certainement apporter des informations supplémentaires quant au degré d'homologie entre les génomes mis en présence, mais rien n'a encore pu être fait à ce sujet.

L'obtention d'hybrides entre les trois espèces envisagées pourrait peut-être apporter quelques précisions d'ordre taxonomique.

D'un point de vue plus pratique, il semble que les résultats obtenus autorisent à éliminer les polyploïdes *T. medium* et *T. sarosiense* comme partenaires susceptibles d'apporter de la pérennité à *T. pratense*. Il semble préférable d'utiliser des hybrides interspécifiques tels que (*T. sarosiense* $\times$ *T. alpestre*) qui, tout en possédant les caractères intéressants, ont des nombres chromosomiques beaucoup plus proches de celui du Trèfle violet sous sa forme autotétraploïde et risquent ainsi de s'hybrider plus facilement.

Un essai limité d'hybridation entre *T. pratense* ($4x$) et l'hybride (*T. sarosiense* $\times$ *T. alpestre*) a donné naissance à quelques plantules déficientes chlorophylliennes (type albinos) dont on n'a pas pu compter les nombres chromosomiques.

Reçu pour publication en septembre 1972.

SUMMARY

HYBRIDIZATION BETWEEN FOUR SPECIES OF PERENNIAL CLOVER

Plants of four species of perennial clover : *T. alpestre, T. rubens, T. sarosiense* and two forms of *T. medium* are studied for their chromosome number, perenniality and breeding behaviour. These highly self-sterile species are crossed with each other and the results are given in table 3.

The two diploid species : *T. alpestre* ($2n = 16$) and *T. rubens* ($2n = 16$) do not produce any viable hybrid progeny but a few chlorophyll deficient seedlings when *T. alpestre* is used as a female parent.

Among the crosses between polyploid and diploid species, only *T. sarosiense* ($2n = 48$) × T. *alpestre* ($2n = 16$) gives rise to hybrid individuals with $2n = 32$ (see table 4).

Hybrid plants with $2n = 56 \pm \varepsilon$, $64 \pm \varepsilon$ and $72 \pm \varepsilon$ are obtained from the crosses between *T. sarosiense* ($2n = 48$) and the two forms of *T. medium* with $2n = 63 \pm \varepsilon$ and $2n = 80 \pm \varepsilon$ (see table 5).

All the hybrid individuals are cross-fertile but highly self-sterile (see table 6).

The origins and evolution of *T. alpestre, T. sarosiense, T. medium* are discussed on the basis of a polyploid series.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABDEL-TAWAB F. M., 1968. *Interspecific hybridization in five species of* Trifolium L. Ph. D. Thesis. University of Maryland, 61 p.

ARMSTRONG K. C., 1968. *Cytogenetic and embryological studies of the interspecific hybrid* T. pratense × T. pallidum WALDST *and* KIT. Ph. D. Thesis. The Pennsylvania State University, 114 p.

ARMSTRONG K. C., CLEVELAND R. W., 1970. Hybrids of *Trifolium pratense* × *Trifolium pallidum*. *Crop Sci.*, **10** (4), 354-357.

BRITTEN E. J., 1963. Chromosome numbers in the genus *Trifolium*. *Cytologia*, **28** (4), 428-449.

CINCURA F., 1965. Cytotaxonomic analysis of *Trifolium sarosiense* HAZSL. *Biologia*, **20** (4), 300-305.

DADSON R. B., 1969. *Interspecific hybridization between some perennial* Trifolium *species and* T. pratense L. Ph. D. Thesis, Mc Gill University, Montreal, Canada, 201 p.

DARLINGTON C. D., WYLIE A. P., 1961. *Chromosome atlas of flowering plants*. George Allen and Unwin Ltd. London, 2nd edition, 519 p.

EVANS Alice M., 1962. Species hybridization in *Trifolium*. I. Method of overcoming species incompatibility. *Euphytica*, **11**, 164-176.

KEIM W. F., 1953. Interspecific hybridization in *Trifolium* utilizing embryo culture technique. *Agron. J.*, **45**, 601-606.

MAIZONNIER D., 1968. Utilisation du froid comme agent préfixateur pour les comptages chromosomiques sur apex radiculaires de trèfle violet autotétraploïde. *Ann. Amélior. Plantes*, **18** (1), 81-84.

MAIZONNIER D., 1969. Quelques aspects de la triploïdie chez le trèfle violet (*T. pratense* L.). *Ann. Amélior. Plantes*, **19** (3), 277-288.

NEWTON D. L., KENDALL W. A., TAYLOR N. L., 1970. Hybridization of some *Trifolium* species through stylar temperature treatments. *Theor. appl. Genet.*, **40** (2), 59-62.

PARKS Crystal, BEINHART G., GIBSON P. B., 1966. Culturing hybrid clover embryos. *Agric. Res. Clemson Univer. South Carolina agric. Exper. Stat.*, **13** (1/2), p. 5 et 17.

ROBERTSON R. W., ARMSTRONG J. W., 1964. Factors affecting seed production in *Trifolium medium*. *Canad. J. Plant. Sci.*, **44**, 337-343.

STARZYCKI S., 1969. Further studies on species hybrids in clovers. *Genet. Pol.*, **10** (3/4), 110-111.

WEXELSEN H., 1928. Chromosome numbers and morphology in *Trifolium*. *Calif. Univ. Publ. Agric. Sci.*, **2**, 355-376.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (4), 389-397.

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

DONNÉES RÉCENTES SUR LA MÉTHODE DE SÉLECTION MASSALE

F. LE COCHEC

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Rennes, I. N. R. A.,
65, rue de Saint-Brieuc
35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

Une revue bibliographique a été faite des études récentes sur la méthode de sélection massale en Amélioration des Plantes. Cette méthode peut permettre d'obtenir de meilleures populations de départ pour la sélection des plantes allogames et autogames.

La sélection massale est la forme la plus simple de sélection et il est vraisemblable qu'elle a été pratiquée dès l'origine de la domestication des espèces cultivées. Cette méthode de sélection est générale dans les pays dont l'agriculture est peu évoluée et dans les autres pays elle est encore très largement utilisée pour les plantes fourragères et potagères en particulier.

La sélection massale est pratiquée sur la base de l'expression phénotypique des plantes individuelles à l'intérieur d'une population. Les graines récoltées sur les plantes retenues sont semées en mélange, sans test de descendance pour obtenir la génération suivante. Elle est caractérisée au sens strict par l'absence de contrôle de la fécondation et l'absence de tests de descendance.

La sélection massale a été efficace pour constituer des populations bien différenciées, et bien adaptées à différentes régions culturales mais on ignore le plus souvent au bout de combien de temps s'est réalisée cette adaptation. Bien que des informations manquent aussi sur ce sujet il est difficile de croire qu'une pression de sélection poursuivie pendant de très nombreuses générations n'ait pas entraîné une

augmentation progressive des rendements. Cette augmentation de rendement a été obtenue apparemment sans diminution appréciable de l'hétérozygotie des populations d'origine. ALLARD (1960) cite comme exemple de ces modifications la Betterave à sucre dont la teneur en sucre a plus que doublé en un siècle sans que la variabilité des populations cultivées apparaisse moindre que celle de la variété *Mangelwurzel* d'origine.

La sélection massale présente plusieurs avantages dont certains ne sont d'ailleurs pas propres à cette méthode (LONNQUIST, 1964).

— Le travail de sélection est simplifié à l'extrême.

— L'intervalle entre les générations de sélection est très court et un gain relativement faible par génération de sélection massale peut être en fin de compte plus important que celui obtenu à partir d'autres méthodes de sélection qui nécessitent 3 à 5 années par cycle.

— Si la population est suffisamment importante, l'intensité de la sélection peut être accrue à volonté sans accroissement sensible du taux d'inbreeding chez les plantes allogames.

— Elle permet l'examen d'un grand nombre de plantes et la conservation de la variabilité génétique de la population alors par exemple que les lignées retenues pour la constitution d'hybrides sont issues d'un nombre très limité de plantes de chaque population.

— Pour les plantes dont les caractères du grain sont importants, la population peut être facilement améliorée sans modifications de ces caractères auxquels l'utilisateur est habitué.

La sélection massale s'applique aussi bien aux animaux qu'aux plantes. Dans ce dernier cas elle peut être visuelle (le choix des plantes dépend du jugement du sélectionneur) ou mécanique (tri des semences par des trieurs, choix des semences dans des liquides de différentes densités, etc.). Elle peut être appliquée aux espèces allogames (sélection basée sur les caractères du parent femelle) ou aux espèces autogames.

La limite la plus importante des progrès possibles par la sélection massale est due à ce que cette méthode est basée le plus souvent sur la sélection phénotypique des plantes dans un seul milieu. Dans ces conditions les différences phénotypiques peuvent ne pas correspondre à des différences génétiques. Enfin et surtout, la méthode de sélection massale aboutit à des variétés qui sont moins homogènes que la lignée pure ou l'hybride simple. Cela constitue un inconvénient sérieux à une époque où l'on exige des variétés uniformes présentant une qualité constante et une adaptation parfaite à des travaux d'entretien et de récolte entièrement mécanisés.

Les études sur la sélection massale ont été abandonnées progressivement au cours des cinquante dernières années, cette méthode semblant inefficace pour accroître le rendement. Cependant le perfectionnement des méthodes d'expérimentation agronomique et des acquisitions récentes en génétique quantitative ont amené un certain nombre de chercheurs américains à remettre en cause cette opinion. Le but de cet article est de montrer à partir de quelles études et de quels résultats a eu lieu cette remise en cause.

I. — LA SÉLECTION MASSALE DU MAÏS ET DE QUELQUES PLANTES ALLOGAMES

SPRAGUE (1965) pense que la sélection massale chez le Maïs a été efficace à la fois pour l'obtention des variétés adaptées à chaque zone climatique et pour l'accroissement du rendement. La différenciation des populations cultivées s'est produite pour des caractères très héritables tels que les caractères de l'épi et la hauteur des plantes.

L'amélioration de ces populations n'a pas été poursuivie pour les adapter aux nouvelles conditions de l'agriculture (fortes fumures, irrigation, mécanisation des façons culturales) et elles demeurent peu productives et sensibles à la verse (CAUDERON, 1964).

Une modification de la méthode de sélection massale, la méthode généalogique maternelle appelée encore « Ear to Row », inspirée de la méthode Vilmorin de sélection de la Betterave à sucre a été appliquée aux États-Unis à partir de 1896.

Cette méthode consiste à choisir les meilleurs épis dans une population et à semer séparément l'année suivante une partie des graines de chaque épi. Le reste des graines de chacun de ces épis a été mis en réserve et c'est le mélange des graines des épis ayant donné les meilleures descendances qui constitue la génération suivante. Il s'agit également d'une méthode de sélection phénotypique mais basée sur un test de descendance et dans ce sens elle apparaît supérieure à la sélection massale proprement dite. Comme la sélection massale, la méthode « Ear to Row » a été efficace pour modifier des caractères morphologiques et chimiques (teneur en huile et en protéines des graines) mais les résultats obtenus dans l'amélioration du rendement n'ont pas été convaincants (cité dans GARDNER, 1961).

Vers 1925 on a cru, bien qu'aucune preuve n'ait été rapportée dans ce sens, que les variétés locales américaines avaient atteint un plateau de production et qu'il n'était plus possible de les améliorer par sélection massale ou par la méthode « Ear to Row » (une raison importante pour abandonner ces méthodes fut le succès spectaculaire obtenu à cette époque par les premiers hybrides).

Une explication théorique de l'existence de ce plateau de rendement a été donnée par HULL (1945). Pour cet auteur la plus grande partie de la variabilité génétique présente dans ces populations à fécondation libre serait non-additive, la variance additive ayant été très réduite par la sélection continuelle pratiquée dans le passé. La sélection massale favorisant les plantes les plus vigoureuses donc les plantes hétérozygotes ne pourrait plus être efficace à partir du moment où la sélection a réalisé un état d'équilibre qui est fonction de la fréquence des gènes en jeu à l'origine. Pourtant le fait qu'il y ait de grandes différences de rendement entre les différentes sélections faites dans une même population et de grandes différences pour l'aptitude générale à la combinaison entre les lignées d'une même population (l'aptitude générale à la combinaison est due principalement à des différences dans l'effet additif des gènes) est contraire à l'hypothèse de HULL.

D'autre part, depuis 1949 (ROBINSON *et al.*) de nombreux travaux résumés par GARDNER (1963) et ZUBER *et al.* (1971) ont établi que la variance additive est présente dans toutes les populations américaines de Maïs qui ont été étudiées et qu'elle est souvent très importante et supérieure à la variance due à la dominance. Ces études

montrent qu'il existe encore le plus souvent suffisamment de variance additive dans ces populations pour que la sélection massale soit efficace.

Il est apparu en fait que l'échec des tentatives de sélection massale pour améliorer le rendement du Maïs aux États-Unis était dû plutôt à de mauvaises techniques de sélection qu'aux limites génétiques de la méthode :

— Contrôle insuffisant de la pollinisation entre les populations sélectionnées et les champs voisins de Maïs.
— Insuffisance des techniques d'expérimentation agronomique.
— Parcelles d'expérimentation hétérogènes (sols pauvres, pas d'irrigation).
— Intensité de sélection insuffisante.

Ces facteurs réunis n'ont pas permis d'identifier les génotypes supérieurs.

GARDNER (1961) a amélioré la technique de sélection massale par une meilleure séparation de l'action du génotype et du milieu :

1° Chaque population a été isolée par la distance (parcelles de 5 à 7 000 plantes par population) et fractionnée en groupes de 40 plantes afin de réduire les variations entre plantes dues au milieu. L'intensité de la sélection a été de 10 p. 100 c'est-à-dire que ce sont les quatre plantes de chaque groupe ayant les rendements les plus élevés (l'unité de sélection étant la plante et non l'épi) qui ont été choisies pour constituer la génération suivante.

2° Afin de permettre une meilleure expression du génotype et donc de diminuer l'interaction génotype × milieu toutes les plantes avaient le même effet de compétition (poquets démariés à une seule plante) et les parcelles ont été irriguées les années où cela était nécessaire.

3° Les épis ont été séchés au même taux d'humidité.

4° Les graines restant à chaque génération ont été conservées afin d'avoir une mesure directe de l'efficacité de la sélection. Les progrès entre générations ont été estimés dans le milieu où la population a été sélectionnée par un dispositif très précis à 20 répétitions.

Cette expérimentation faite sur la variété *Hays Golden* a débuté en 1956 et le bilan des résultats obtenus a été fait périodiquement (GARDNER, 1961 ; LONNQUIST *et al.*, 1966).

Il apparaît qu'au bout de 10 générations de sélection massale (LONNQUIST, 1967), la régression du gain relatif de rendement sur les cycles de sélection est de + 2,68 p. 100 par génération (le rendement de la population d'origine était de 55 à 60 q par ha) sans que la variance additive ait sensiblement diminué (elle demeure encore supérieure à la variance de dominance). Au bout de 10 années, la variété obtenue était plus tardive, les plantes étaient plus hautes et avaient davantage d'épis. Dans un milieu donné, une variété tardive est généralement plus productive qu'une variété plus précoce mais cela ne suffit pas à expliquer l'importante différence de rendement constatée.

De même JOHNSON (cité par SPRAGUE, 1966) a obtenu une augmentation de rendement de 33 p. 100 en trois cycles de sélection massale dans une variété de Maïs mexicain.

Un exemple de sélection massale indirecte a été donné par LONNQUIST (1967) dans la même variété *Hays Golden*. La sélection massale a été faite sur un caractère facile à observer, peu soumis à l'influence du milieu et en relation étroite avec le ren-

dement : le caractère deux épis ou plus par plante. Pendant 5 années le gain de productivité a été en moyenne de 6,28 p. 100 par an, donc supérieur au gain de productivité obtenu par GARDNER en 10 ans de sélection massale (l'intensité de sélection de 5 p. 100 était cependant supérieure à celle pratiquée dans l'expérience de GARDNER). La variété finalement obtenue était plus tardive, tallait davantage et avait davantage d'épis par plante.

En 1969, HALLAUER et SEARS n'ont pas obtenu d'augmentation appréciable du rendement dans 2 variétés de Maïs après 6 générations de sélection massale. Les auteurs ont reconnu eux-mêmes les origines probables de cet échec :

1° Base génétique très étroite des deux variétés.

2° Intensité de sélection trop faible (27,4 p. 100 au lieu de 7,5 p. 100 prévus car on n'a pas dénombré dans le calcul du pourcentage les plantes versées).

3° Densité de plantation trop élevée qui n'a pas permis une expression phénotypique suffisante des plantes sélectionnées.

4° Différenciation insuffisante de l'interaction du génotype et du milieu.

Après que l'on ait prouvé que la sélection massale était efficace pour augmenter le rendement, il a semblé possible que la méthode « Ear to Row » le soit aussi en utilisant certaines techniques. Afin de réduire la part de variabilité due au milieu, LONNQUIST (1964) a préconisé pour le Maïs une modification de la méthode « Ear to Row » qui consiste en une sélection entre familles et à l'intérieur des familles. Des essais comparatifs à 4 répétitions entre les descendances des épis choisis ont été faits en mettant une répétition dans un milieu différent. On choisit les vingt meilleures descendances pour cent sur la base de cet essai et cinq épis dans chacune de ces descendances dans la quatrième répétition, par sélection massale visuelle. Les semences des cinq épis de chaque descendance permettent à nouveau de faire un essai analogue l'année suivante. On réalise de la sorte une génération de sélection par an.

WEBEL et LONNQUIST (1967) ont appliqué cette méthode à nouveau à la variété *Hays Golden* et pendant 4 générations la régression du gain de rendement sur le cycle de sélection a été de 9,44 p. 100 par cycle. Cette méthode a donc été deux fois plus rapide que la sélection massale classique et elle a porté rapidement la variété d'origine à un niveau comparable à celui des meilleurs hybrides. Les plantes de la variété sélectionnée sont plus tardives et les épis sont plus humides à la récolte (24,1 p. 100 au lieu de 21,9 p. 100). La variabilité génétique a beaucoup diminué dans le premier cycle de sélection mais elle s'est maintenue par la suite. Pour les auteurs, la sélection massale est préférable à cette méthode dans un programme à long terme car elle diminue moins rapidement la variabilité génétique. La méthode « Ear to Row » modifiée donne, par contre, rapidement une variété améliorée que l'on peut utiliser comme source de meilleures lignées.

Il existe peu d'études analogues sur d'autres plantes allogames que le Maïs. La variance additive dans les populations de Betterave à Sucre est importante, si l'on en juge par les grandes différences pour l'aptitude générale à la combinaison qui existent entre lignées. Ce type de variance serait surtout important pour le caractère teneur en sucre étudié par HECKER (1967). Il y a au moins un exemple (PETERSON et CORMANY, 1961) où une année de sélection massale modifiée suivant des techniques analogues à celles de GARDNER pour le Maïs (méthode dite « Unit Block Selection

Method » de POWERS) a entraîné une augmentation importante à la fois de la teneur et du rendement en sucre par rapport à la population d'origine.

Pour DUDLEY (1967), la sélection massale est difficile à utiliser chez les plantes fourragères prairiales en raison de la compétition entre plantes qui ne permet pas de bien évaluer le rendement des plantes individuelles. Elle a été surtout utilisée jusqu'à présent pour augmenter la résistance aux maladies et aux insectes des populations cultivées, caractères présentant le plus souvent un taux d'héritabilité élevé.

II. — LA SÉLECTION MASSALE DES PLANTES AUTOGAMES

Chez les espèces autogames, la sélection massale aboutit à un résultat assez différent de celui obtenu chez les espèces allogames. La sélection massale chez les plantes allogames permet continuellement que des recombinaisons nouvelles, rares et intéressantes apparaissent et il est facile d'obtenir une recombinaison au hasard des parents pour obtenir la génération suivante. Chez les plantes autogames au contraire un certain nombre de plantes sont sélectionnées dans la population pour donner la graine de la génération suivante. Comme il y a peu d'allocroisements, la sélection massale ne conduit pas à une transformation des génotypes et aboutit rapidement à un certain nombre de types homozygotes génétiquement différents. Le plus souvent on croise deux lignées et la sélection est appliquée avec rigueur les années suivantes. La base génétique de départ est donc réduite dès l'origine et fournirait peu d'occasions, en particulier si les deux lignées parentales sont plus ou moins apparentées, pour que des combinaisons génétiques intéressantes se produisent (MATZINGER et WERNSMAN, 1968).

Cependant la sélection massale est un moyen efficace d'amélioration si le caractère étudié présente un coefficient d'héritabilité élevé et s'il y a un taux de fécondation croisée suffisant dans l'espèce pour maintenir une certaine variabilité génétique. En effet, dans les lignées obtenues par sélection généalogique une grande partie de la variance génétique est additive et sous cet angle la sélection massale convient particulièrement à l'amélioration des plantes autogames.

Si la méthode pedigree a été efficace pour isoler des variétés avec des performances élevées, elle est trop coûteuse pour que l'on puisse suivre beaucoup de croisements et beaucoup de plantes par croisement. Une solution consiste à appliquer la sélection massale aux générations avancées des populations bulk.

Dans ces conditions il existe plusieurs exemples où la sélection massale a été efficace :

— Poids des graines et hauteur des plantes chez le Sorgho (BENJASIL, 1967).
— Teneur en huile et en protéines du Soja (HARTWIG et COLLINS, 1962 ; SMITH et WEBER, 1968).
— Hauteur de l'Avoine (ROMERO et FREY, 1966).
— Poids des grains d'Orge (BAL *et al.*, 1959).

Différents auteurs ont cherché à obtenir artificiellement des populations de plantes autogames à base très large par mélange de populations de F_1 ou par mutagenèse. Cependant les recombinaisons génétiques dans les descendances de ces populations demeurent très limitées. On aboutit rapidement à des lignées homo-

zygotes et la possibilité d'obtenir des transgressions importantes est peu probable.

Deux solutions qui peuvent s'appliquer à un nombre important d'espèces autogames ont ainsi été utilisées pour accroître la fréquence des recombinaisons entre lignées et supprimer la barrière du linkage qui est le principal obstacle à ces recombinaisons :

1° La stérilité mâle permet la réalisation de populations hybrides se croisant pendant une génération. Cette méthode a été utilisée pour l'Orge par SUNESON et WIEBE (1962) et JAIN et SUNESON (1966).

2° Le croisement manuel entre les plantes extrêmes des descendances. Cette méthode a été très efficace pour le Tabac, plante pour laquelle les croisements sont faciles et donnent une nombreuse descendance (MATZINGER et WERNSMAN, 1968), pour augmenter le poids sec des plantes, la hauteur des plantes, le nombre et les dimensions des feuilles. Cette étude met bien en évidence l'utilité des populations hétérogènes chez les plantes autogames et l'efficacité de la sélection massale sur ces populations. Cependant en raison de leur hétérogénéité, de telles populations ne sont pas utilisables directement.

CONCLUSION

Il est bien connu que la sélection massale appliquée à l'amélioration des plantes autogames et allogames est efficace pour améliorer les caractères très héritables c'est-à-dire ceux pour lesquels la variance génétique est en grande partie additive (résistance aux maladies, aux insectes, caractère de la graine, hauteur des plantes, etc.).

Des études récentes montrent qu'à condition de s'assurer d'un certain contrôle des facteurs du milieu à l'aide des techniques développées en particulier par GARDNER et LONNQUIST, il est possible également d'utiliser la variance génétique additive présente à un degré souvent important dans les populations allogames pour améliorer par les méthodes de sélection massale la valeur de ces populations pour certains caractères peu héritables. Dans les exemples cités ci-dessus il apparaît même que ces méthodes sont aussi efficaces que la méthode inbreeding-hybridation pour accroître le rendement (SPRAGUE, 1966).

Pour de nombreuses espèces n'ayant pas une grande importance économique ou pour les espèces cultivées dans les pays sous-développés il n'apparaît pas, dans un premier stade, que la méthode inbreeding-hybridation soit désirable alors que des progrès importants peuvent être accomplis plus simplement et sans modification des caractères de qualité en particulier, propres à chaque population. L'amélioration du rendement en soi, en effet, n'a pas beaucoup d'intérêt si elle n'est pas accompagnée au moins du maintien de cette qualité et de l'amélioration d'autres caractères tels que résistance aux maladies, à la verse, etc.

On peut alors se demander si les résultats dont il était fait état ne remettent pas en cause l'intérêt même de la méthode des variétés hybrides. Il ne semble pas que ce soit l'opinion des auteurs de ces travaux pour qui la méthode de sélection massale doit être considérée surtout comme un moyen permettant d'obtenir de meilleurs hybrides. Il importe de distinguer amélioration des populations et création variétale : la première prépare la seconde.

Pour les auteurs cités la probabilité de trouver des hybrides supérieurs n'aug-

mente pas beaucoup si on continue à effectuer des autofécondations au hasard dans les mêmes variétés déjà utilisées pour faire ces hybrides et si on continue à tester toutes les combinaisons entre les lignées obtenues à partir de ces autofécondations (COMSTOCK, 1964). Après des progrès obtenus dans un premier stade, ce programme est très peu efficace si on ne met pas parallèlement en œuvre une méthode de sélection massale ou récurrente destinée à améliorer les populations d'origine (HALLAUER et EBERHART, 1970). Pour les espèces chez lesquelles on utilise déjà les hybrides il est donc important, pour réaliser de nouveaux progrès, de disposer de populations de base améliorées, ayant une fréquence de gènes favorables plus élevée et susceptibles de donner des lignées possédant une meilleure aptitude générale à la combinaison.

Ce point de vue ne remet donc pas en cause le principe des variétés hybrides qu'il y a de nombreuses raisons de continuer à pratiquer mais affirme nettement qu'il ne saurait y avoir maintenant de nouveaux progrès importants pour le rendement sans une utilisation, d'abord, de la variance additive des populations pour l'aptitude générale à la combinaison et, ensuite seulement, de la variance de dominance pour l'aptitude spécifique à la combinaison (SPRAGUE, 1966; BURTON, 1966).

Reçu pour publication en décembre 1972.

SUMMARY

RECENT DATA ON THE MASS SELECTION METHOD

A bibliographic review has been made of recent studies on the mass selection method in plant improvement. This may allows better original populations to be obtained for breeding allogamous and autogamous species.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLARD R. W., 1960. *Principles of plant Breeding*. John Wiley and sons. Inc. New York, 485 p.

BAL B. S., SUNESON C. A., RAMAGE R. T., 1959. Genetic shift during 30 generations of natural selection in barley. *Agron. J.*, **51**, 555-557.

BENJASIL V., 1967. Effects of mass selection for quantitative traits in Sorghum. *Diss. Abstr.*, Série B, **29**, 3, 885 B, 1968.

BURTON G. W., 1966. Plant breeding. Prospects for the future. In K. J. Frey (ed.). *Plant breeding*, 391-407. Iowa State University Press, Ames, Iowa.

CAUDERON A., 1964. La recherche agronomique et le Maïs. In I. N. R. A. (ed.). *La recherche agronomique et quelques problèmes agricoles*, 51-68. I. N. R. A., Paris, 1969.

COMSTOCK R. E., 1964. Selection procedures in corn improvement. *Proc. 19th annual hybrid corn Industry-Research Conference*, 1-8.

DUDLEY J. W., 1966. In Quantitative genetics in plant improvement. In K. J. Frey (ed.). *Plant breeding*, 349 p. Iowa State University Press, Ames, Iowa.

GARDNER C. O., 1961. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop Sci.*, **1**, 241-245.

GARDNER C. O., 1963. Estimates of genetic parameters in cross-fertilizing plants and their implications in plant breeding. In Hanson W. D., Robinson H. F. (ed.) in *Statistical genetics and plant breeding*. Nat. Acad. Sci., *Nat. Res. Coun. Publ.* 982, 225-252.

HALLAUER A. R., SEARS J. H., 1969. Mass selection for yield in two varieties of Maize. *Crop Sci.*, **9**, 47-50.

HALLAUER A. R., EBERHART S. A., 1970. Reciprocal full-sib selection. *Crop Sci.*, **10**, 315-316.

HARTWIG E. E., COLLINS F. I., 1962. Evaluation of density classification as a selection technique in breeding soybeans for protein or oil. *Crop Sci.*, **2**, 159-162.

HECKER R. J., 1967. Evaluation of three sugar beet breeding methods. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **14**, 4, 309-318.

HULL F. H., 1945. Recurrent selection for specific combining ability in corn. *J. Amer. Soc. Agron.* **37**, 134-145.

JAIN S. K., SUNESON C. A., 1966. Increased recombination and selection in barley populations carrying a male sterility factor. I. Quantitative variability. *Genetics*, **54**, 1215-1224.

LONNQUIST J. H., 1964. A modification of the ear-to-row procedure for the improvement of maize populations. *Crop Sci.*, **4**, 227-228.

LONNQUIST J. H., 1967. Mass selection for prolificacy in Maize. *Züchter*, **37**, 185-188.

LONNQUIST J. H., O. COTA A., GARDNER C. O., 1966. Effect of mass selection and thermal neutron irradiation on genetic variances in a variety of Corn (*Zea Mays* L.). *Crop Sci.*, **6**, 330-332.

MATZINGER D. F., WERNSMAN E. A., 1968. Four cycles of mass selection in a synthetic variety of an autogamous species, *Nicotiana tabacum* L. *Crop Sci.*, **8**, 239-243.

PETERSON D. F., CORMANY C. E., 1961. Use of unit block selection method for yield, sugar and purity in sugar beets. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **11**, 4, 323-326.

ROBINSON H. F., COMSTOCK R. E., HARVEY P. H., 1949. Estimates of heritability and the degree of dominance in corn. *Agron. J.*, **41**, 353-359.

ROMERO G. E., FREY K. J., 1966. Mass selection for plant height in Oat populations. *Crop Sci.*, **6**, 283-287.

SMITH R. R., WEBER C. R., 1968. Mass selection by specific gravity for protein and oil in Soybean populations. *Crop Sci.*, **8**, 373-377.

SPRAGUE G. F., 1955. Corn breeding. in G. F. Sprague (ed.). *Corn and corn improvement*, 221 p. Academic Press Inc., New York N. Y.

SPRAGUE G. P., 1966. Quantitative genetics in plant improvement. In K. J. Frey (ed.) *Plant breeding*, 315-354. Iowa state University Press, Ames, Iowa.

SUNESON C. A., WIEBE G. A., 1962. A « Paul Bunyan » plant breeding enterprise with barley. *Crop Sci.*, **2**, 347-348.

WEBEL O. D., LONNQUIST J. H., 1967. An evaluation of modified Ear-to-row selection in a population of corn (*Zea Mays* L.). *Crop Sci.*, **7**, 651-655.

ZUBER M. S. *et al.*, 1971. Evaluation of 10 generations of mass selection for corn earworm resistance. *Crop Sci.*, **11**, 1, 16-18.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (4), 399-403.

NOTE

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU CONTRÔLE GÉNÉTIQUE DE QUELQUES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES CHEZ LE PÊCHER

R. MONET et Y. BASTARD

Station d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,
Villenave-d'Ornon, 33140 Pont de la Maye

RÉSUMÉ

L'étude des disjonctions observées dans les descendances par autofécondation de trois variétés de Pêcher : *Cervetto, Vivian* et *Southland* a permis de conclure que les couples d'allèles *Yy* et *Psps, Ee* et *Shsh, Ee* et *Psps* ont une ségrégation indépendante.

Alors que le mode de transmission de plusieurs caractères est connu chez le Pêcher, il n'existe pas d'étude des liaisons entre les loci où sont localisés les gènes qui déterminent ces caractères. Ceci tient évidemment aux difficultés de l'étude génétique d'une espèce pérenne : cycle reproductif long, encombrement des descendances et aussi viabilité insuffisante de certains génomes qui conduisent à des disjonctions anormales.

On a toutefois négligé, dans le cas du Pêcher, le fait que certaines variétés étaient hétérozygotes pour des caractères dont on connaît déjà le déterminisme génétique, et que leur autofécondation révèle cet état hétérozygote mais de plus, à valeur d'une génération F_2 sur laquelle il va être possible d'entreprendre l'étude des liaisons génétiques.

Nous nous proposons, dans cette note, de donner trois exemples de disjonctions indépendantes qui ont été observées sur des familles obtenues par l'autofécondation de trois variétés : *Cervetto, Vivian, Southland.*

I. — AUTOFÉCONDATION DE LA VARIÉTÉ *CERVETTO*

Issue d'un semis de hasard, la variété *Cervetto* n'a pas d'ascendance connue. Autofécondée en 1965, elle a donné une famille de 56 arbres qui, bien que peu importante, nous a permis d'observer la disjonction des caractères : couleur de la chair du fruit et stérilité mâle.

Rappelons ici que l'on doit à C. H. CONNORS (1923) la première interprétation du mode de transmission de la couleur de la chair du fruit, à D. H. SCOTT et J. H. WEINBERGER (1944) celle de la stérilité mâle.

La couleur de la chair, tout comme la stérilité mâle, a un déterminisme monofactoriel. Les caractères récessifs sont respectivement : chair jaune (génotype *yy* [1]) et mâle-stérile (génotype *psps*) ; les caractères dominants sont : chair blanche (génotypes *YY* ou *Yy*) et mâle fertile (génotypes *PsPs* ou *Psps*).

La famille issue de l'autofécondation de *Cervetto* révèle l'état hétérozygote de cette variété pour ces caractères : en effet, si l'on trouve dans la famille des arbres donnant des fruits à chair blanche (phénotype [*Y*]) et des arbres mâle-fertile (phénotype [*Ps*]) comme le parent *Cervetto*, nous trouvons aussi des arbres ayant des fruits à chair jaune (phénotype [*y*]) et des arbres mâles stériles (phénotype [*ps*]).

Le tableau I donne la répartition des quatre combinaisons phénotypiques. Il confirme, si l'on s'intéresse aux fréquences marginales, l'interprétation due à C. H. CONNORS (1920) sur le déterminisme monofactoriel de la couleur de la chair et l'interprétation due à D. H. SCOTT et J. H. WEINBERGER (1944) sur le déterminisme monofactoriel de la stérilité mâle.

TABLEAU I

Répartition des phénotypes dans la famille issue de l'autofécondation de Cervetto

Phénotypes	[*Y*]	[*y*]	Fréquences marginales
[*Ps*]	30 *31,5*	11 *10,5*	41
[*ps*]	9 *10,5*	6 *3,5*	15
Fréquences marginales	39	17	56

χ^2 calculé = 1,08 non significatif au seuil 5 p. 100 (χ^2 0,05 = 7,81 pour 3 degrés de liberté.

(1) Les symboles adoptés sont ceux donnés par le premier auteur qui a étudié le caractère ou ceux proposés par J. S. BAILEY et A. P. FRENCH (1949). Ils correspondent aux initiales de *Yellow* (*Y* ou *y*), *Pollen sterility* (*Ps* ou *ps*), *Eglandular* (*E* ou *e*) et *Showy* (*Sh* ou *sh*).

Mais ce qui nous intéresse ici, c'est que la répartition des quatre phénotypes observés est conforme aux proportions théoriques 9.3.3.1. (chiffres en italique dans le tableau) et nous permet de dire que les deux paires d'allèles *Yy* et *Ps ps* subissent une ségrégation indépendante.

II. — AUTOFÉCONDATION DE LA VARIÉTÉ *VIVIAN*

La variété *Vivian* est un pavie à chair jaune issu d'un croisement complexe réalisé par W. F. WIGHT.

D'un point de vue génétique, son phénotype permet de dire qu'elle est hétérozygote pour le caractère : forme des nectaires foliaires. En effet, C. H. CONNORS (1922) a établi que les deux catégories : nectaires réniformes et absence de nectaires, constituent des formes homozygotes (génotypes respectifs *EE* et *ee*), la catégorie : nectaires circulaires est hétérozygote (génotype *Ee*). C'est un cas typique de dominance incomplète qui a été plusieurs fois confirmé par la suite.

L'autofécondation de *Vivian* a été réalisée en 1967, la famille ainsi obtenue révèle en outre que cette variété est hétérozygote pour la forme de la fleur puisqu'il est apparu des individus à fleur rosacée alors que le parent a une fleur campanulée.

Le mode de transmission du caractère : forme de la fleur, a été établi par J. S. BAILEY et A. P. FRENCH (1942) ; il s'agit d'un déterminisme monofactoriel, la fleur rosacée étant homozygote récessive (génotype *shsh*) la fleur campanulée correspond à la forme dominante (génotype *ShSh* ou *Shsh*).

De ce fait, il était possible, par l'examen des individus de la famille obtenue par autofécodation de la variété *Vivian*, d'étudier le mode de ségrégation des deux couples d'allèles *Ee* et *Shsh* déterminant respectivement la forme des nectaires et la forme des fleurs.

TABLEAU 2

Répartition des phénotypes dans la famille issue de l'autofécondation de Vivian

Phénotypes	Nectaires réniformes	Nectaires circulaires	Nectaires absents	Fréquence marginale
Fleur campanulée	25 *27*	58 *54*	33 *27*	116
Fleur rosacée	9 *9*	8 *18*	11 *9*	28
Fréquences marginales	34	66	44	144

χ^2 calculé = 7,79 non significatif au seuil 6 p. 100. (χ^2 9,05 = 11,07 pour 5 degrés de liberté).

Le tableau 2 donne la répartition des différentes combinaisons phénotypiques observées dans la famille. Notre échantillon est conforme aux proportions théoriques 3.6.3.1.2.1. qui correspond à une disjonction de deux couples d'allèles indépendants (chiffres théoriques en italique dans le tableau) les deux couples d'allèles *Ee* et *ShSh* ont une ségrégation indépendante.

III. — AUTOFÉCONDATION DE LA VARIÉTÉ *SOUTHLAND*

La variété *Southland* est une autofécondation de la variété *Halehaven* réalisée par J. H. WEINBERGER. Cette dernière résulte elle-même d'un croisement entre les variétés *J. H. Hale* et *South Haven*.

Nous avons autofécondé *Southland* en 1968, la famille que nous avons ainsi constituée comprenait initialement 240 arbres mais par suite d'asphyxie radiculaire, nous n'avons pu observer que 108 arbres au moment de la première floraison. Il ne semble pas que les arbres qui ont survécu aient eu, du fait qu'ils étaient porteurs de certains caractères, une valeur sélective supérieure à celle des arbres disparus puisque dans le cas des caractères qui nous intéressent nous n'avons pas constaté de proportions aberrantes sur l'échantillon réduit de 109 arbres.

TABLEAU 3

Répartition des phénotypes dans la famille issue de l'autofécondation de Southland

Phénotypes	Nectaires réniformes	Nectaires circulaires	Nectaires absents	Fréquences marginales
Mâle-fertile	18 *20,43*	44 *40,86*	16 *20,43*	78
Mâle-stérile	6 *6,81*	17 *13,62*	8 *6,81*	31
Fréquences marginales	24	61	24	109

χ^2 observé = 2,60 non significatif au seuil 5 p. 100 (χ^2 0,05 = 11,07 pour 5 degrés de liberté).

La variété *Southland* possède des nectaires foliaires circulaires, elle est donc hétérozygote pour ce caractère comme dans le cas de *Vivian*. Nous trouvons dans sa descendance les trois catégories : nectaires réniformes, nectaires circulaires, nectaires absents avec des fréquences conformes à la disjonction 1. 2. 1.. De plus, la famille issue par autofécondation de *Southland* révèle que cette variété était hétérozygote pour deux autres caractères : la stérilité mâle, (héritée de l'ascendant *J. H. Hale* qui est une variété mâle-stérile) et l'adhérence de la chair au noyau.

Nous délaisserons volontairement le caractère adhérence de la chair au noyau car notre intention est de l'étudier plus en détail ultérieurement. Nous nous occuperons seulement des deux couples d'allèles *Ee* et *Psps* déterminant la forme des nectaires et la stérilité mâle.

La répartition des phénotypes correspondant aux différentes combinaisons entre la forme des nectaires et la présence ou l'absence de stérilité mâle est donnée dans le tableau 3. Cette répartition n'est pas incompatible avec l'hypothèse d'une disjonction de deux couples d'allèles indépendants (chiffres théoriques en italique dans le tableau).

CONCLUSIONS

Bien que les familles observées soient de faible dimension (ce qui nécessitera peut-être une confirmation ultérieure des résultats), il apparaît sans ambiguïté que les couples d'allèles : *Yy* et *Psps*, *Ee* et *Shsh*, *Ee* et *Psps* subissent une ségrégation indépendante ce qui suppose que leurs loci respectifs soient situés sur des chromosomes différents ou à plus de 50 unités de crossing over sur le même chromosome.

Reçu pour publication en décembre 1972.

SUMMARY

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE GENETIC CONTROL OF SOME MORPHOLOGICAL CHARACTERS IN THE PEACH

By self pollinating three varieties of Peach : *Cervetto*, *Vivian* and *Southland*, it has been possible to conclude that the allelic pairs : *Yy* and *Psps*, *Ee* and *Shsh*, *Ee* and *Psps* have an independent segregation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAILEY J. S., FRENCH A. P., 1942. The inheritance of blossom type and blossom size in the peach. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **40**, 248-250.

BAILEY J. S., FRENCH A. P., 1949. The inheritance of certain fruit and foliage characters in the peach. *Mass. agric. exper. Stat. Bull.*, n° 452.

CONNORS C. H., 1922. Inheritance of foliar glands of the peach. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **18**, 20-26.

CONNORS C. H., 1923. Peach breeding. A summary of results. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **19**, 108-115.

SCOTT D. H., WEINBERGER J. H., 1944. Inheritance of pollen sterility in some peach varieties. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **45**, 229-232.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (4), 405-414.

NOTE TECHNIQUE

L'ÉCLAIRCISSAGE CHIMIQUE DES BOUTONS FLORAUX ET DES FLEURS DU PRUNIER DOMESTIQUE

R. RENAUD

Station d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,
Villenave d'Ornon, 33140 Pont de la Maye

RÉSUMÉ

L'éclaircissage chimique est une technique culturale applicable, sur Prunier, par pulvérisation de dinitro-ortho-crésol sur boutons floraux et fleurs.

Selon les conditions de température, d'ensoleillement et de pluviométrie, et suivant les stades de floraison de l'arbre, le traitement, à différentes concentrations de matière active, permet de supprimer de 30 à 70 p. 100 de la récolte pendante, et ainsi d'obtenir des fruits d'un calibre plus élevé.

Mots-clés : *dinitro-ortho-crésol, éclaircissage chimique, floraison* (stades de), *Prunier.*

INTRODUCTION

Parmi les techniques culturales diverses mises en œuvre dans un verger de Pruniers, l'éclaircissage chimique paraît appelé à prendre une importance croissante.

La recherche de l'amélioration du revenu net des vergers impose en effet de parvenir à une plus grande régularité de production et à une qualité commerciale des produits meilleure et plus homogène.

L'éclaircissage chimique peut contribuer dans une large mesure à satisfaire ces deux exigences.

C'est la raison pour laquelle nous nous proposons de présenter dans cette note le point des études auxquelles cette technique a donné lieu à la Station de Recherches d'Arboriculture fruitière de Bordeaux.

But

Sur les Rosacées fruitières, l'éclaircissage chimique des fleurs ou des fruits permet de parvenir à un compromis entre les trois exigences parfois contradictoires :

— pourcentage minimum de petits fruits à la récolte;
— poids en fruits produits annuellement élevé;
— production régulière d'une année à l'autre (lutte contre l'alternance).

Chez le *Prunier d'Ente*, variété tendant à alterner, des méthodes culturales courantes telles que la taille, la fumure azotée et d'autres peu pratiquées, comme l'éclaircissage des feuilles et l'incision annulaire tentent d'améliorer la régularité de production et d'augmenter le calibre des fruits, mais n'y parviennent pas. Chez la *Reine-Claude*, variété plus alternante, ces techniques sont inopérantes et dans tous les cas l'éclaircissage des fruits est donc nécessaire.

Le prix de revient de la taille d'hiver ou de la taille en vert des arbres, le coût d'une forte fumure azotée avec les risques végétatifs qu'elle présente, les frais trop élevés d'un éclaircissage manuel, conduisent l'arboriculteur à envisager l'éclaircissage chimique des fleurs ou des jeunes fruits.

Cet éclaircissage permet également de limiter la propagation de certaines pourritures des fruits à l'approche de la maturité, c'est le cas du *Monilia* qui, par contact entre un fruit sain et un fruit monilié peut endommager et réduire considérablement la récolte.

L'éclaircissage chimique des Rosacées fruitières a fait l'objet de nombreuses études.

Ainsi, sur Pêcher, on obtient un bon éclaircissage avec les colorants nitrés à 500 mg/litre appliqués en pleine floraison, ou avec l'acide naphtalène acétique de 30 à 50 mg/litre, pulvérisé à la chute des pétales et même deux semaines après.

Sur Pommier, pendant la floraison, une application de dinitro-ortho-crésol à 500 mg/litre entraîne un fort éclaircissage mais on n'observe aucune action dépressive sur les organes végétatifs. L'acide naphtalène acétique (ANA) appliqué dès la fin de la chute des pétales, présente une bonne action qui est plus élevée si on augmente la dose du produit. Désormais la seule technique d'usage courant est basée sur la pulvérisation d'ANA au moment où la fleur centrale de l'inflorescence atteint un diamètre de 12 à 13 millimètres.

Sur Cerisier, à la pleine floraison, et à la chute des pétales, un bon éclaircissage est obtenu avec le dinitro-ortho-crésol à la dose de 260 mg/litre. Cette action s'accroît si on augmente la concentration du produit.

Sur *Prunier d'Ente*, des essais réalisés en 1955, 1957 et 1962 à l'I. N. R. A. montrent déjà l'efficacité du dinitro-ortho-crésylate d'ammonium appliqué sur fleur (90 p. 100 des fleurs au stade F) aux doses de 250 et 500 p.p.m. Cette action est très forte si on augmente la dose.

Sur jeunes fruits de Prunier, avec l'acide naphtalène acétique et le naphtalène acétamide, les résultats sont nettement moins satisfaisants, le traitement ayant été réalisé 2 à 3 semaines après la pleine floraison. Les travaux du Danois Ohlers aboutissent aux mêmes conclusions : « les hormones végétales n'ont qu'une faible action éclaircissante sur les prunes ».

Il nous a donc semblé préférable d'étudier de façon plus approfondie l'éclaircissage chimique sur fleurs, mais auparavant pendant deux années nous avons renouvelé les essais sur jeunes fruits avec l'acide naphtalène acétique.

I. — ESSAIS D'ÉCLAIRCISSAGE CHIMIQUE SUR JEUNES FRUITS

Dans une importante zone de l'aire de culture du *Prunier d'Ente*, il est préférable d'entreprendre un traitement éclaircissant lorsque les risques de gels printaniers (sur fleurs ou jeunes fruits) sont nuls.

Matériel et méthodes

Ces essais, réalisés en 1966 et 1967, ont été mis en place sur *Prunus domestica*, variété *Prune d'Ente*, clone P. 742 (très voisin du clone INRA GF 707 distribué sous contrôle auprès des arboriculteurs).

Les produits expérimentés ont été :

— l'acide naphtalène acétique (ANA) à trois doses, 60, 80 et 100 p.p.m., appliqué le 4 mai 1966, soit un mois et demi après la floraison et à raison de 5 litres de bouillie par arbre ;
— l'acide naphtalène acétique à 40 p.p.m. pulvérisé quatorze jours après la chute des pétales en comparaison avec l'1-naphtyl-N-méthylcarbamate (Carbaryl) à 1 000 p.p.m. appliqué 21 jours après ce même stade G.

Résultats

Pour chacun des traitements, nous disposions de trois arbres sur lesquels cinq échantillons de 200 fruits nous ont permis de contrôler l'essai.

Le comptage réalisé en mai et les pesées de récolte ne font pas apparaître d'action positive de ces traitements ; ainsi, avec l'acide naphtalène acétique, nous confirmons les résultats déjà obtenus sur Prunier.

Remarquons, après la pulvérisation de l'ANA, l'apparition de symptômes de phytotoxicité qui, bien que fugaces, n'en sont pas moins préjudiciables à l'arbre pendant une période de croissance et de développement intenses.

II. — ESSAIS D'ÉCLAIRCISSAGE CHIMIQUE DES BOUTONS FLORAUX ET FLEURS

Devant les échecs des études de pulvérisations sur fruits, nous avons pensé qu'il était souhaitable de mettre au point une technique de traitements sur boutons floraux et sur fleurs ; cette technique doit apporter une solution à un problème posé par les pruniculteurs, dans toutes les situations où les risques de gelée de printemps sont faibles.

Matériel et méthodes

Tous ces essais ont été mis en place sur le même matériel végétal cité précédemment : clone P. 742 de la variété population *Prune d'Ente*.

Le dinitro-ortho-crésol, connu par son action phytotoxique sur la fleur a été retenu. En

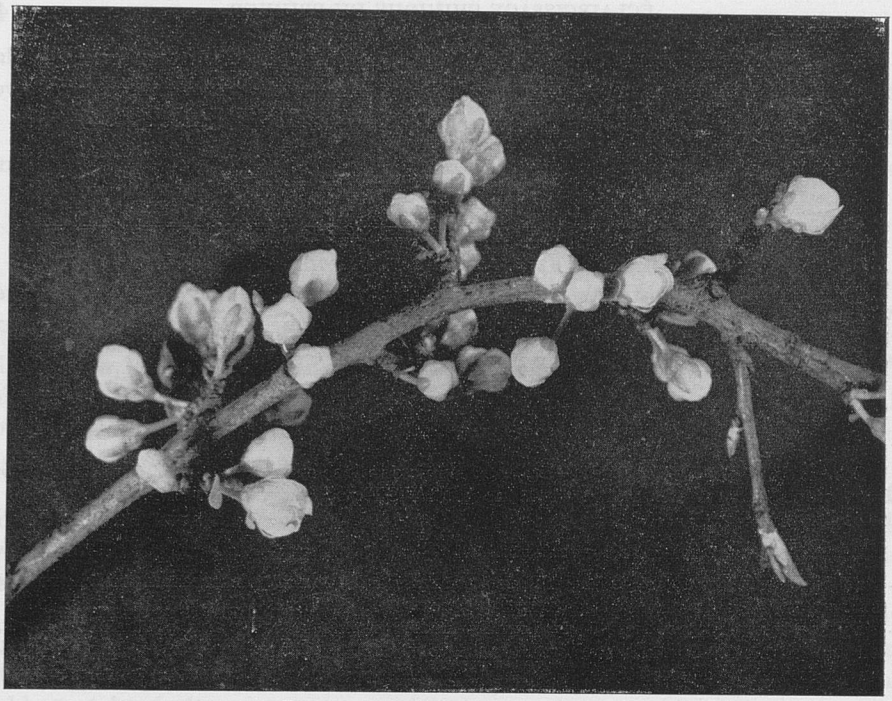


FIG. 1. — *Stade D_3: bouton blanc*

FIG. 2. — *Stade F: pleine floraison*

effet, à la dose de 250 p.p.m., il inhibe totalement la germination du grain de pollen et à des doses inférieures il entraîne la nécrose des pièces florales.

a) Une première étude a consisté à retenir les traitements suivants (essais 1968-1969) :

Deux stades d'application :
— stade D_3 bouton blanc (fig. 1);
— stade F pleine floraison (fig. 2).

Trois doses différentes de produits pour chacun des stades d'intervention : les doses appliquées au stade F étant plus faibles que celles appliquées au stade D_3.

Pour cette première étude, le dispositif expérimental adopté est l'essai bloc Fisher : un arbre forme un bloc et sur chaque arbre ; les quatre traitements (trois doses de DNOC et le témoin) sont appliqués sur quatre charpentières différentes.

Pour chacun des stades d'application, nous disposons d'un essai bloc et chaque essai comprend quatre blocs.

Sur chacune des « parcelles » (charpentières) la pulvérisation est faite avec un petit appareil à faible pression, la quantité pulvérisée est basée sur une pulvérisation globale de 5 litres de bouillie par arbre. Une bonne isolation est obtenue entre les charpentières d'un même arbre à l'aide d'un écran au moment du traitement.

b) Une deuxième étude partant des résultats acquis en 1968 et 1969 a consisté à mettre en place des essais sur des arbres entiers (essais 1970-1971).

Pour chaque traitement, nous disposons de trois arbres : variété *Prune d'Ente* P. 742, et sur chacun des arbres quatre à cinq échantillons de cinq cents fleurs permettent, par des comptages pendant la végétation et jusqu'à la récolte, de contrôler les effets du traitement.

Ce même type d'étude a été mis en place en 1971 sur la variété *Reine-Claude*, clone GF 1380. Le dispositif expérimental est identique à celui indiqué ci-dessus.

Les pulvérisations sont faites avec un appareil à forte pression à raison de 5 litres de bouillie par arbre.

Pour chacun de ces essais, les dates d'intervention ont été les suivantes :

1968 : traitements le 3 avril au stade 75 p. 100 de boutons floraux au stade D_3.
8 avril au stade 75 p. 100 de boutons floraux au stade F.
Le temps était beau et ensoleillé avec un peu de vent.
La température, lors du traitement, était inférieure à 15°C, les températures minimales étaient voisines de 0°C.

1969 : traitements le 3 avril au stade 100 p. 100 de fleurs au stade D_3.
9 avril au stade 95 p. 100 de fleurs ouvertes (stade F).
Les pulvérisations sont faites dans de très bonnes conditions : température élevée (20°C) ensoleillement moyen, pas de vent.

1970 : traitement le 16 avril au stade 90 p. 100 de fleurs ouvertes, temps chaud et ensoleillé (température 24°C).

1971 : traitement sur *Prune d'Ente* : le 16 avril à 95 p. 100 de fleurs au stade F par beau temps, température 24°C mais pluie d'orage peu de temps après la pulvérisation = 32 mm.
Traitement sur *Reine-Claude* : le 15 avril à 100 p. 100 de fleurs au stade F par beau temps ensoleillé et chaud, température supérieure à 20°C.

Dans tous les cas, le produit utilisé est le dinitro-ortho-crésol sous forme de sel d'ammonium et les différentes doses d'application sont mentionnées, par essai dans les tableaux de résultats.

Résultats

Un premier essai réalisé en 1967 sur des arbres entiers a montré une action insuffisante du DNOC à 260 p.p.m. par application, les 24 et 28 mars aux stades respectifs 50 p. 100 de fleurs en F et 100 p. 100 de fleurs en F. Cette faible action est due à la pluie survenue après pulvérisation, qui a lessivé le produit (voir fig. 3).

Parmi les autres essais, tous les résultats sont exprimés par le pourcentage de fruits présents au 15 juillet (un mois avant la récolte) par rapport au nombre de boutons floraux ou fleurs individuelles comptés lors du traitement.

Tous les pourcentages de fruits établis dans les divers essais sont transformés

en arc sin $\sqrt{\%}$ pour l'analyse statistique. Les traitements qui possèdent en commun la même lettre ne sont pas significativement différents entre eux au seuil 0,05 après l'analyse de variance : soit par le calcul de la p.p.d.s. soit par le calcul du test de Duncan.

TABLEAU I

Produit DNOC/doses	Année 1968	Année 1969
	Pourcentage de fruits à la récolte par rapport à 100 fleurs Variété *Prune d'Ente*, clone P. 742	
Traitement au stade D_3		
Témoin	24,7^a	32,3^a
500 p.p.m.	19,2^a	35,9^a
1 000 p.p.m.	19,8^a	22,1^a
1 500 p.p.m.	6,2^b	10,3^b
Traitement au stade F		
Témoin	21,1^a	34,1^a
150 p.p.m.	15,3^b	10,8^b
300 p.p.m.	11,3^{bc}	5,8^c
500 p.p.m.	8,1^c	5,8^c

Lors de la maturité au 26 août 1969, tous les fruits de l'essai ont été récoltés pour établir le poids moyen des fruits. L'analyse de ces données montre qu'il n'y a aucune action du traitement éclaircissant sur le poids moyen des fruits mais, par contre, elle révèle un « effet bloc » très marqué, c'est-à-dire une différence du poids moyen des fruits entre les arbres d'un même clone.

TABLEAU 2

Année 1970

Traitements/doses	Pourcentage de fruits à la récolte par rapport à 100 fleurs variété *Prune d'Ente*
Témoin	11,8^a
DNOC 150 p.p.m.	4,5^b
DNOC 600 p.p.m.	1,2^b

Tous ces résultats montrent qu'il est possible selon le stade végétatif de l'arbre et la dose de dinitro-ortho-crésol, de diminuer de façon significative la charge des arbres et ainsi d'améliorer la qualité de la récolte.

Mais toutes ces données sont établies chaque année dans des conditions d'applications différentes (pourcentage de boutons floraux et de fleurs ouvertes différent).

Pour les comparer il importe de les ramener à un stade défini par exemple 100 p. 100 de fleurs ouvertes, et de les exprimer en pourcentage du témoin pour chacune des années.

TABLEAU 3

Année 1971

Traitements/doses	Pourcentage de fruits à la récolte par rapport à 100 fleurs	
	Sur *Prunier d'Ente*	Sur *Reine-Claude*
Témoin	18,4[a]	13,9[a]
DNOC 50 p.p.m.	13,2[b]	
DNOC 100 p.p.m.		6,5[b]
DNOC 200 p.p.m.	8,8[c]	
DNOC 300 p.p.m.		2,0[c]
DNOC 600 p.p.m.		0,3[d]

Ainsi il est possible d'établir un graphique avec :

en ordonnées : l'efficacité du traitement exprimée en p. 100 du taux de fructification des témoins à un stade végétatif défini,

en abscisses : les différentes doses de dinitro-ortho-crésol.

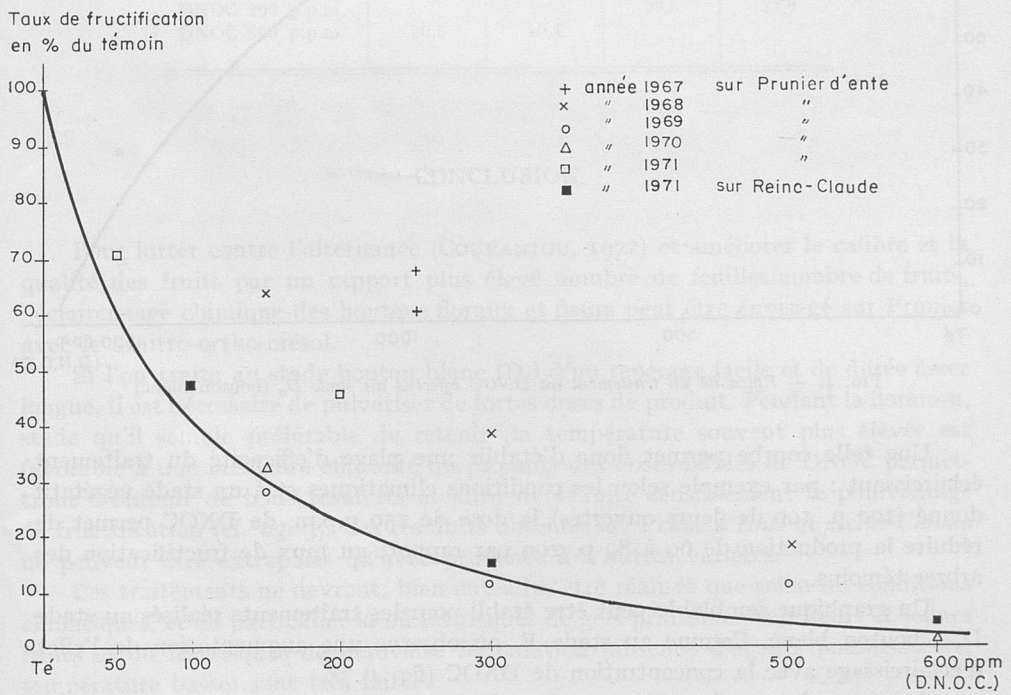


FIG. 3. — *Efficacité du traitement au DNOC effectué au stade F*
(100 p. 100 de fleurs ouvertes)

Cette courbe (fig. 3) appelle quelques commentaires :

a) Ce sont les points des années 1969, 1970, 1971 (pour la *Reine-Claude*) qui permettent d'établir la courbe d'efficacité idéale.

b) Les points 1967 et 1971 (*Prune d'Ente*) situés nettement plus haut s'expliquent soit par de légères pluies soit même des orages peu de temps après la pulvérisation ; le produit a été pour une part lessivé ou dilué et son action a été considérablement diminuée.

c) Les résultats 1968, par contre, s'expliquent par une température relativement froide pendant le traitement, on notait un maximum de 13°C, alors qu'en 1969, 1970 et 1971, la température moyenne était voisine de 20°C et l'on observait un ensoleillement intense et l'absence de vent.

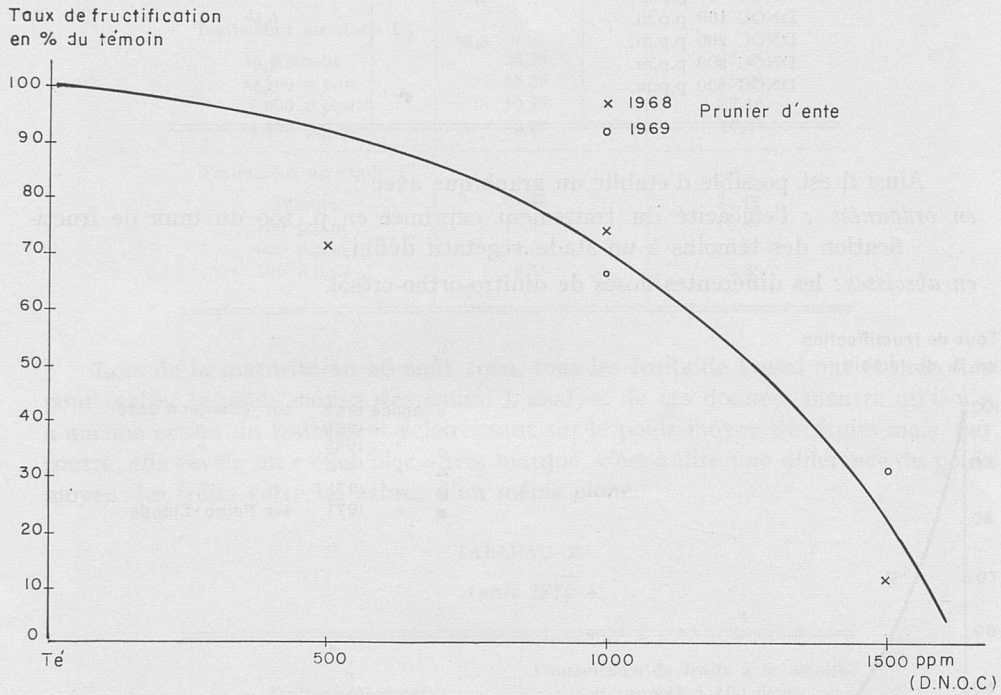


FIG. 4. — *Efficacité du traitement au DNOC effectué au stade* D_3 (bouton blanc)

Une telle courbe permet donc d'établir une plage d'efficacité du traitement éclaircissant : par exemple selon les conditions climatiques et à un stade végétatif donné (100 p. 100 de fleurs ouvertes) la dose de 150 p.p.m. de DNOC permet de réduire la production de 60 à 80 p. 100 par rapport au taux de fructification des arbres témoins.

Un graphique semblable peut être établi pour les traitements réalisés au stade D_3 : bouton blanc. Comme au stade F, on observe une augmentation de l'effet d'éclaircissage avec la concentration de DNOC (fig. 4).

Au cours des essais 1970-1971, lors de la récolte, la production globale par arbre ainsi que le dénombrement des fruits ont été faits.

Le traitement éclaircissant agit bien sur le poids total des fruits récoltés mais ne modifie pas significativement le poids moyen des fruits. Toutefois l'observation des résultats du tableau 4 fait apparaître une tendance marquée du traitement pour l'augmentation du calibre du fruit. Ce fait semble dû à la production moyenne par arbre voisine de 60 kg. En effet, la réduction de la production n'aurait d'influence statistique sur le calibre des fruits que si cette production moyenne des arbres non traités était supérieure à 100 kg (travaux de J. COURANJOU sur l'alternance) dans des conditions semblables (milieu, âge des arbres).

TABLEAU 4

Poids récolté par arbre et poids moyen des fruits de Prunier lors des essais d'éclaircissage chimique (Prune d'Ente)

	Essai 1970		Essai 1971	
	Poids récolté en kg	Poids moyen en g	Poids récolté en kg	Poids moyen en g
Témoin	93,5	32,8	69,4	27,5
DNOC 50 p.p.m.			44,3	32,9
DNOC 150 p.p.m.	51,2	36,6		
DNOC 200 p.p.m.			39,5	33,9
DNOC 600 p.p.m.	20,5	40,1		

CONCLUSION

Pour lutter contre l'alternance (COURANJOU, 1972) et améliorer le calibre et la qualité des fruits par un rapport plus élevé nombre de feuilles/nombre de fruits, l'éclaircissage chimique des boutons floraux et fleurs peut être envisagé sur Prunier avec le dinitro-ortho-crésol.

Si l'on traite au stade bouton blanc (D_3) d'un repérage facile et de durée assez longue, il est nécessaire de pulvériser de fortes doses de produit. Pendant la floraison, stade qu'il semble préférable de retenir (la température souvent plus élevée est favorable à une meilleure efficacité du produit) des doses faibles de DNOC permettront d'obtenir de bons résultats et ainsi de réduire sensiblement le pourcentage de fructification (cf. fig. 3). Ces résultats obtenus sur *Prune d'Ente* et *Reine-Claude* ne peuvent être extrapolés qu'avec prudence à d'autres variétés.

Ces traitements ne devront, bien entendu, être réalisés que selon les conditions climatiques, et en particulier là où les risques de gels printaniers sur fleurs et jeunes fruits et où les risques de mauvaise fécondation (absence d'agents pollinisateurs, température basse) sont très faibles.

Reçu pour publication en novembre 1972.

SUMMARY

CHEMICAL THINNING OF FLORAL BUDS AND FLOWERS OF THE GARDEN PLUM

Chemical thinning is a cultural technique that can be applied to the Plum tree by dinitro-ortho-cresol spraying of the floral buds and flowers.

Depending on the climatic conditions of temperature, sunlight and rainfall and according to the tree's stages of flowering, the treatment, with different concentrations of the active substance, permits 30 to 70 p. 100 of the pending harvest to be suppressed and thus a higher calibre of fruit to be obtained.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERNHARD R. *et al.*, 1951. Recherches sur la pollinisation de quelques variétés de Pruniers. *Ann. Amélior. Plantes*, **1**, 179-209.

BERNHARD R., 1961. Mise à fruits et alternance chez les arbres fruitiers. *Congrès pomologique*, 91e Session, Paris, 6-9 octobre 1960, 91-116.

CLANET H., HUGARD J., 1970. L'éclaircissage chimique des arbres fruitiers. Travaux réalisés et résultats obtenus par les Stations d'Arboriculture fruitière de l'I. N. R. A. depuis 1955, perspectives d'avenir. *Bull. tech. Inform.*, nº 254, 635-652.

COURANJOU J., 1966. Divers types d'alternance observés chez *Prunus domestica*. *Ann. Amélior. Plantes*, **16** (3), 233-258.

COURANJOU J., 1972. L'alternance chez les arbres fruitiers. Études particulières sur Prunier domestique. *Déf. Vég.*, nº 155, mai-juin, 120-141.

DECOURTYE L., ANQUEZ P., PLASSART G., 1964. L'éclaircissage chimique des fruits du Pommier. *Phytoma*, nº 158, 15-23.

OHLERS H., 1964. Chemical fruit thinning of plums. (Dan. an.). *Tidsskr. Planteal.*, **68**, 4, 701-722.

SANFOURCHE G., 1964. L'éclaircissage chimique du Prunier et du Cerisier. *Congrès pomologique*, 94e Session, Bordeaux, 10-13 octobre 1963, 159-164.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (4), 415-419.

NOTE TECHNIQUE

RYTHME DE DÉVELOPPEMENT EN CONDITIONS ARTIFICIELLES D'UNE SÉRIE DE VARIÉTÉS D'ORGES DE PRINTEMPS ET ALTERNATIVES

Marie-Thérèse CHESNEAUX

G. E. V. E. S., I. N. R. A.,
Groupe de Laboratoires et Services de La Minière
Guyancourt, 78000 Versailles

RÉSUMÉ

Les variétés d'orges inscrites au Catalogue français ont été étudiées en conditions artificielles avec et sans vernalisation préalable de 10 jours. (Température 22°C — Éclairement continu de 15 000 lux.)

Parmi les variétés alternatives, certaines épient en moins de trente jours sans vernalisation. Par contre, quelques variétés de printemps n'amorcent leur montaison qu'après 60 jours de culture.

Ce mode de culture artificielle sera utilisé à l'avenir, pour l'étude du rythme de développement des variétés nouvelles présentées à l'inscription.

Mots-clés : *Orge, précocité, alternativité, vernalisation, photopériode.*

I. — INTRODUCTION

L'utilisation des chambres de culture pour réaliser des générations accélérées est relativement courante chez les céréales. Il nous a paru intéressant d'étudier dans les mêmes conditions les variétés du Catalogue français des espèces et variétés. En 1970 et 1971, plusieurs séries d'essais ont été mises en place sur des variétés d'Orge.

Un des objectifs était de réaliser un contrôle *a priori* sur les types printemps et alternatifs en obtenant en 40 ou 50 jours des plantes adultes, permettant l'observation de la plupart des caractères de description.

L'étude principale a concerné, en définitive, l'incidence des conditions artificielles sur le rythme de développement de variétés appartenant à toutes les catégories de précocité et d'alternativité, et notamment sur le déclenchement de leur épiaison avec ou sans vernalisation préalable.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les essais furent réalisés dans les chambres climatisées du G. E. V. E. S. à La Minière, dans les conditions suivantes :

— Température : 22°C ± 1°C
— Hygrométrie : 70 p. 100
— Éclairage continu de 15 000 lux environ apporté par des cadres mobiles de tubes fluorescents permettant de suivre la croissance des plantes.

Culture en pots plastique de 18 cm de diamètre comprenant 10 plantes pré-germées placées sur vermiculite n° 3 et alimentées par subirrigation avec une solution nutritive distribuée automatiquement pendant 1/4 d'heure toutes les 24 heures.

La composition de cette solution est la suivante :

Nitrate de potassium	KNO_3	610 g pour 1 000 litres
Nitrate de calcium	$Ca(NO_3)_2, 4H_2O$	230 g — — —
Nitrate d'ammonium.....	NH_4NO_3	155 g — — —
Phosphate monopotassique ..	KH_2PO_4	135 g — — —
Acide borique	H_3BO_3	3 g — — —
Sulfate de manganèse.....	$MnSO_4, H_2O$	3 g — — —
Sulfate de cuivre	$CuSO_4, 5H_2O$	3 g — — —
Sulfate de zinc	$ZnSO_4, 7H_2O$	3 g — — —
Molybdate d'ammonium	$(NH_4)_6MO_7O_{24}, 4H_2O$	3 g — — —

Durée des essais 40 à 60 jours.

Variétés étudiées			*Type variétal*
Mamie	Orge de printemps		précoce
Trait d'Union	—		demi-précoce
Cérès	—		demi-tardive
Delisa	—		—
Julia	—		—
Rika	—		—
Betina	—		tardive
Mars	Escourgeon printemps		tardif
Nymphe	—	alternatif	précoce
Monlon	—	demi-alternatif	précoce
Ager	—	demi-hiver	précoce
Atlas	—	hiver	hiver-tardif

III. — RÉSULTATS

Dans une première série d'essais répétés deux fois, on a constaté que *Nymphe* et *Monlon*, de type alternatif, épiaient très rapidement alors que *Mamie* et *Mars*, de type printemps, *Atlas* et *Ager*, de type hiver, restaient au stade végétatif avec un développement important de feuilles et de talles herbacées. Les six variétés restantes se situent entre les groupes précédents (voir tabl. 1).

TABLEAU I

Nombre de jours entre le semis et l'épiaison

Variété	1er essai durée totale 40 jours	2e essai durée totale 42 jours	3e essai durée totale 60 jours	4e essai durée totale 60 jours
Nymphe	24	30		31
Monlon	24	30		35
Delisa	38	42		35
Julia	38	42		
Rika	36	39		
Trait d'Union	38	39		
Ager	Stade végétatif	Stade végétatif		
Mamie	Stade végétatif	Stade végétatif	60	60
			Après vernalisation	
			a — *b*	*b*
			22 — 43	41
			18 — 43	42
			14 — 41	42
			10 — 43	48
Cérès	40	42	43	41
			Après vernalisation	
			a — *b*	*b*
			22 — 45	42
			18 — 39	41
			14 — 40	41
			10 — 41	39
Bétina	Montaison	Montaison	41	42
			Après vernalisation	
			a — *b*	*b*
			22 — 47	41
			18 — 43	42
			14 — 45	44
			10 — 41	42
Mars	Stade végétatif	Stade végétatif	59	54
			Après vernalisation	
			a — *b*	*b*
			22 — 38	35
			18 — 43	44
			14 — 37	36
			10 — 38	38
Atlas	Stade végétatif	Stade végétatif	Stade végétatif	Stade végétatif
			Après vernalisation	
			a — *b*	*b*
			22 — st. végét.	stade végétatif
			18 — —	—
			14 — —	—
			10 — —	—

(*a*) Durée de la vernalisation
(*b*) Nombre de jours entre semis et épiaison.

Une autre série d'essais portant sur les variétés *Mamie, Cérès, Bétina, Mars* et *Atlas* fut alors entreprise après une vernalisation préalable des graines imbibées dans une salle obscure du Phytotron du C. N. R. S. à Gif-sur-Yvette pendant 22, 18, 14 et 10 jours à la température de + 2°C.

Les résultats de l'ensemble de ces essais (voir tabl. 1) font clairement ressortir que pour les variétés *Bétina* et *Cérès*, la vernalisation retenue a été sans effet apparent et n'a pas fait diminuer le nombre de jours nécessaires pour l'épiaison. Par contre, pour les variétés *Mamie* et *Mars*, l'action vernalisante leur a permis de sortir du stade végétatif. Pour la variété *Atlas* enfin, vingt-deux jours de vernalisation ne suffisent pas à amorcer la montaison.

A partir de ces résultats, la presque totalité des variétés d'orge du Catalogue français a été soumise avec (1) et sans vernalisation aux conditions thermo- et photo-

TABLEAU 2

Nombre de jours entre le semis et l'épiaison
(1re série)

Variétés	Type	*1er essai* (durée 46 jours)		*2e essai* (durée 45 jours)	
		vernalisés	non vernalisés	vernalisés	non vernalisés
Type « hiver »					
Ager	Esc. d'hiver	stade végétatif	stade végétatif	stade végétatif	stade végétatif
Astrix	—	—	—	—	—
Atlas	—	—	—	—	—
France Dea	—	—	—	—	—
Hop	—	—	—	—	—
Maguelone	Esc. alternatif	28	28	27	29
Noëlle	Orge hiver	stade végétatif	stade végétatif	stade végétatif	stade végétatif
Senta	Esc. hiver	—	—	—	—
Type « printemps »					
Amcar	Orge printemps	39	39	39	39
Aurore	—	39	39	41	41
Berac	—	38	38	37	39
Beka	—	31	31	34	36
Betina	—	38	38	45	43
Carina	—	37	37	37	37
Carmen	—	40	40	43	43
Calsberg	—	37	37	41	41
Certa	—	37	37	37	37
Delisa	—	38	38	43	43
Impala	—	37	37	39	39
Ingrid	—	38	38	39	39
Témoins					
Mamie	Orge printemps	montée	stade végétatif	montée	stade végétatif
Monlon	Esc. 1/2 alter.	30	30	29	29
Nymphe	Esc. alternatif	30	30	33	33
Cérès	Orge printemps 1/2 tard.	41	41	41	41

(1) Durée de la vernalisation 10 jours.

périodiques précédemment décrites, les variétés *Cérès, Mamie, Nymphe* et *Monlon* étant prises comme témoins. Par sécurité, les essais ont été répétés deux fois et les différences observées dans les résultats sont imputables pour la plus grande partie à la fluctuation assez faible, mais inévitable, constatée dans des chambres de culture où la température varie de ± 1°C.

Les résultats de cet ensemble figurent dans les tableaux 2 et 3 qui correspondent à deux séries d'essais, le grand nombre des variétés n'ayant pas permis de les traiter toutes simultanément. On peut constater que les conditions artificielles de température relativement élevée et de lumière continue ne modifient pas le comportement des variétés hiver, qui demandent, pour arriver à l'épiaison, une quantité de froid bien supérieure à ce qu'elles ont reçu dans ces essais.

TABLEAU 3

Nombre de jours entre le semis et l'épiaison
(2e série)

Variétés	Type	1er essai (durée 46 jours)		2e essai (durée 45 jours)	
		vernalisés	non vernalisés	vernalisés	non vernalisés
Type « hiver »					
Précoce Lepeuple ..	Esc. 1/2 alter.	stade végétatif	stade végétatif	stade végétatif	stade végétatif
Hâtive de Grignon .	Escourgeon alter.	31	30	29	31
Type « printemps »					
Iris	Esc. printemps	46	46	45	45
Julia	Orge printemps	46	46	43	44
Kervana	—	46	46	45	45
Laura	—	44	44	42	45
Legia	—	46	46	45	45
Mars	Esc. printemps	stade montée	stade végétatif	stade montée	stade végétatif
Paloma	Orge printemps	46	46	37	41
Pérorge	—	46	46	41	45
Piroline	—	46	46	41	41
Prélude	—	stade montée	stade montée	42	stade montée
Rika	—	46	46	45	45
Robin	—	38	38	41	41
Sultan	—	46	46	41	41
Trait d'Union	—	34	34	34	34
Ulmé	—	38	38	45	45
Volla	—	38	38	37	37
Zémyr	—	38	38	35	35
Témoins					
Mamie	Orge printemps	stade montée	stade végétatif	stade montée	stade végétatif
Monlon	Esc. 1/2 alter.	32	30	29	29
Nymphe	Escourgeon alter.	34	34	31	31
Cérès	Orge printemps	46	46	42	42
Maguelone	Escourgeon alter.	32	30	27	27

Par contre, un groupe de variétés alternatives comprenant *Hâtive de Grignon, Maguelone, Monlon* et *Nymphe* atteint très rapidement le stade épiaison.

Les variétés *Mars* et *Prélude* sont à la limite, les 10 jours de vernalisation permettant tout juste le déclenchement de la montaison.

Enfin, les variétés de printemps, *Mamie* et la variété demi-alternative *Précoce Lepeuple* se comportent de façon tout à fait imprévue en montant très difficilement,

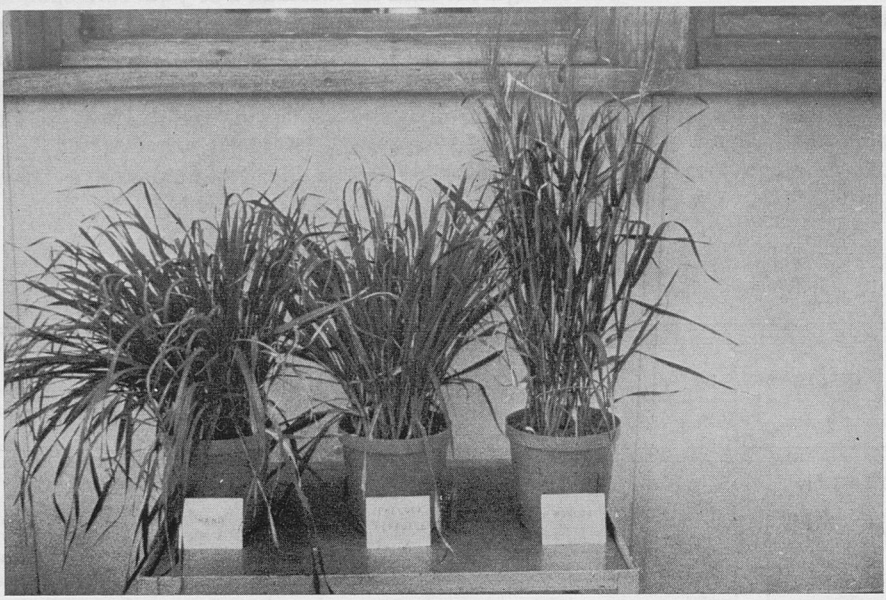


FIG. 1. — *Aspects des variétés après 40 jours de culture*
de gauche à droite : *Mamie, Précoce Lepeuple* (stade végétatif), *Monlon* (stade épiaison)

ce qui pourrait amener les observateurs à introduire la notion de « faux-printemps » et à rechercher dans la généalogie de ces variétés les géniteurs « hiver » dont l'influence devient prépondérante dans ces conditions.

IV. — OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES

L'observation des plantes cultivées en chambre de culture présente toujours quelques difficultés dues à la fragilité du matériel végétal que les manipulations risquent de détériorer. C'est pourquoi, seul le tallage a été suivi au cours du second essai de la deuxième série et noté à trois dates différentes (voir tabl. 4).

Dans ce tableau on constate que les variétés alternatives telles que *Maguelone* ou *Nymphe,* qui épient très rapidement (voir tabl. 2 et 3) ont un tallage faible qui n'évolue guère à partir du 23e jour contrairement à celui d'autres variétés comme *Prélude* ou *Ulmé.* Le calcul de la corrélation entre le tallage en fin d'essai et le nombre de jours nécessaires pour l'épiaison, donne un coefficient de corrélation $r = + 0{,}552$ significatif au seuil de probabilité de 0,01 (seuil de signification $r = + 0{,}537$ pour

23 degrés de liberté). Ceci rejoint d'ailleurs ce qu'on observe dans la pratique agricole : le rendement des orges alternatives semées au printemps est moins élevé qu'en semis d'hiver du fait notamment d'un tallage plus faible.

TABLEAU 4

Évolution du nombre moyen de talles observé sur 9 ou 10 plantes vernalisées

Variétés	12e jour	23e jour	45e jour (1)
Précoce Lepeuple	1,00	3,4	5,2
Hâtive Grignon	0,89	2,4	6,5
Iris	0,90	3,4	6,2
Julia	1,22	4,0	10,5
Kervana	1,10	4,2	9,1
Laura	1,00	3,0	9,3
Legia	1,56	3,4	5,3
Mars	0,90	3,2	7,1
Paloma	1,20	3,2	7,5
Pérorge	1,40	3,8	12,0
Piroline	1,80	4,6	12,2
Prélude	0,12	3,0	15,9
Rika	1,78	4,2	10,2
Robin	1,67	3,6	12,2
Sultan	0,40	2,4	13,4
Trait d'Union	0,90	2,6	7,3
Ulmé	1,00	3,2	17,8
Volla	1,7	3,2	6,1
Zemyr	0,25	2,4	6,6
Témoin			
Mamie	1,60	3,8	10,3
Monlon	0,50	2,8	4,9
Nymphe	0	2,0	5,3
Cérès	1,10	3,8	7,8
Maguelone	0,5	3,0	3,1

(1) Nombre total de talles herbacés.

V. — CONCLUSION

L'ensemble de ces essais conduit à deux séries de conclusions :

1° l'orge s'adapte très bien aux conditions artificielles des chambres de culture. On ne constate pratiquement pas de carence ni de maladies durant des cycles d'essais. On peut déterminer rapidement le type exact de développement des variétés et faire apparaître un comportement inattendu (c'est le cas pour *Mamie, Mars* et sur un degré moindre *Précoce Lepeuple*). A ce propos rappelons que les rendements de la variété *Mamie* ont généralement été faibles en 1970 et 1971 à la suite de semis très tardifs (deuxième quinzaine d'Avril). Son faible tallage et son mauvais comportement

au cours de ces deux années, en dehors de sa sensibilité à *Puccinia simplex*, ont sans doute pour origine ce rythme de développement tout à fait particulier pour une variété de printemps, mis en évidence dans cette série d'essais, et qui échappe en partie à l'observation en champ en semis de mars ou de début d'avril. Cette technique peut se révéler précieuse pour l'étude des variétés présentées à l'inscription au Catalogue.

2° dans le cadre d'un contrôle variétal, il est également possible de disposer dans un délai de 40 à 50 jours et à n'importe quelle période de l'année, de plantes à l'épiaison présentant un certain nombre de caractères facilement observables (pilosité, anthocyane, etc.), chaque variété devant évidemment être cultivée en présence d'un témoin de référence. Il reste bien entendu que ce mode de culture ne permet pas de juger les aptitudes agronomiques des variétés.

Reçu pour publication en octobre 1972.

SUMMARY

DEVELOPMENT RHYTHM, IN ARTIFICIAL CONDITIONS, OF A SERIES OF SPRING AND ALTERNATIVE BARLEY VARIETIES

The varieties of Barley registered in the French Catalogue were studied under artificial conditions with and without a 10-day preliminary vernalization. (Temperature 22°C ; Continuous illumination of 15 000 lux).

Amongst the alternative varieties, some head in less than thirty days without vernalization; On the other hand, some spring varieties only begin to head after 60 days of cultivation.

This method of artificial cultivation will be used, in the future, to study the development rhythm of the new varieties presented for registration.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (4), 423.

CHRONIQUE DES LIVRES

ROBERTS (E. M.) (éd.). — VIABILITY OF SEEDS. — London, Chapman and Hall Ltd., 1972, 448 p.

Comprenant plus de 1 100 références bibliographiques, cet ouvrage, réalisé grâce au travail coordonné de 11 auteurs, offre un panorama complet de l'état des connaissances actuelles en matière de viabilité des semences.

Ces dernières, considérées comme des individus capables de réagir différemment au sein d'une population homogène sont toujours envisagées par les auteurs sous le double aspect des résultats de laboratoire et des observations de plein champ.

L'influence de l'environnement (impliquant la provenance) affectant favorablement ou défavorablement la viabilité des semences dès leur formation, est particulièrement étudiée : les maxima de faculté germinative et de levée en culture étant généralement obtenus lorsque le poids des semences a atteint au cours de leur maturation 70 p. 100 de leur poids final.

La détérioration des lots qui a une incidence directe sur la viabilité des semences est étudiée dans tous ses détails comme conséquence de l'action indépendante ou simultanée, de la microflore fongique ou bactérienne, en relation étroite avec le milieu ; des accidents mécaniques subis par les semences, compte tenu de leur morphologie, de leur taille et de leur structure ; et de leur taux d'humidité (écrasement de tissus mous, ou fracture de tissus secs).

La résultante des accidents mécaniques et des contaminations sur la viabilité est également envisagée au niveau des conditions de stockage en vue des résultats espérés en culture.

L'évaluation de la viabilité par la mesure de la faculté germinative est étudiée au niveau de l'échantillonnage, compte tenu des différents types de dormance (renforcée, intrinsèque ou induite) et des méthodes variées mises en œuvre au laboratoire pour l'appréciation des plantules. Tous ces éléments intervenant pour l'établissement d'une corrélation avec les levées en culture.

La question de la vigueur (résultant de l'ensemble des qualités et aptitudes d'une semence permettant un comportement normal en végétation de la plante qui en est issue) est évoquée, dans une analyse détaillée où interviennent les caractères physiques et physiologiques des graines, l'influence des géniteurs (hétérosis) et de l'environnement.

La nature génétique de la vigueur et de la perte de viabilité sont particulièrement approfondies (dégâts chromosomiques et cytoplasmiques favorisant des actions mutagènes) de même que les hypothèses récentes de l'action d'un ARN messager au cours des activités métaboliques du processus de germination.

Les réponses apportées aux questions relatives à la vigueur (jeunesse des graines, rapidité de la germination, intégrité des membranes) et les méthodes préconisées, d'ordre physiologiques ou biochimiques, pour la mesurer, amènent à penser que la vigueur constitue en fait l'expression de la réaction d'une graine aux conditions de l'environnement.

Les considérations développées en fin de volume, en particulier la présentation de « Tables de viabilité », permettant d'évaluer par espèce la longévité d'un lot de semences à partir d'informations techniques élémentaires, renforcent la valeur pratique de cet ouvrage fondamental.

C. A.

CARR (D. J.) (éd.). — PLANT GROWTH SUBSTANCES. PROCEEDINGS OF THE 7TH INTERNATIONAL CONFERENCE ON PLANT GROWTH SUBSTANCES. — held in Canberra, Australia, December 7-11, 1970. Berlin, Springer-Verlag, 1972, 837 p.

Le Congrès international sur les substances de croissance tenu à Canberra en 1970 a envisagé, dans ses différentes sections, l'étude des différentes phytohormones : auxines, gibbérellines, cytokinines, éthylène, inhibiteurs (acide abcissique et podolactones).

Concernant l'auxine, deux thèmes principaux ont été retenus : les effets rapides de l'auxine

et les voies de biosynthèse ; concernant les gibbérellines, une section a été consacrée à la couche à aleurone des céréales, une autre aux autres systèmes biologiques, une troisième à la biosynthèse des gibbérellines.

L'accent a été mis dans d'autres sections sur l'action des auxines et des gibberellines sur les membranes et la perméabilité et sur le site d'attache des hormones aux constituants cellulaires.

Enfin, un certain nombre d'effets des hormones ont été regroupés dans les sections : croissance et morphogenèse, transport et tropismes, hormones et floraison.

J. M.

Ann. Amélior. Plantes, 1972, **22** (4), 425.

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE

C. Brian, M. Duron. — Contribution à l'étude de l'incompatibilité au greffage des combinaisons Poirier-Cognassier. II. — Modifications du processus d'union provoquées par l'application de quelques substances de croissance sur matériel herbacé 81

A. Charrier, R. Cousin. — La Fusariose du Pois : comportement des variétés de Pois inscrites au Catalogue officiel français vis-à-vis d'une souche de *Fusarium oxysporum* f. *pisi* (van hall) snyder et hansen 281

H. Clanet, O. Borsani. — Contribution à l'étude de l'action de l'acide gibbérellique sur la croissance des rameaux et l'évolution des bourgeons à fleurs du Pêcher, conséquences pratiques..... 61

H. Damavandy-Kozakonane, Ch. Grassely. — Influence de différents facteurs sur la rhizogénèse du pêcher × amandier GF 677..... 95

Yvette Dattée. — Analyse quantitative de l'auto- et de l'interfertilité chez quelques familles de Luzerne..... 5

Yvette Dattée. — Hérédité quantitative du nombre d'ovules par ovaire dans quelques familles de Luzerne cultivée (*Medicago sativa* L.)..... 201

Y. Demarly. — Régulation et hétérosis..... 143

Y. Demarly. — Commentaires sur les aptitudes à la combinaison..... 187

P. Guy. — Structure génotypique d'un hybride autotétraploïde multiplié en panmixie. II. — Éléments de généralisation..... 239

J. A. Huyskes. — Une nouvelle méthode d'amélioration de l'Endive..... 301

P. Joudrier, A. Bourdet. — Aspect génétique des activités β-amylasiques dans le grain de Blé..... 263

S. Kalfov, V. Mélard. — Recherches préliminaires sur les possibilités d'amélioration génétique de la résistance au virus R (*Rattle-virus*)..... 211

H. Laterrot. — Une résistance à la maladie des racines liégeuses chez la Tomate..... 109

M. Le Nard. — Incidence de séquences de hautes et basses températures sur la différenciation des bourgeons, l'enracinement et la bulbification chez la Tulipe..... 39

A. Llorente, C. Brian, J. Huet. — Effets de quelques substances de croissance sur l'induction florale chez le Poirier..... 23

D. Maizonnier. — Obtention d'hybrides entre quatre espèces pérennes du genre *Trifolium*..... 377

C. Moule. — Contribution à l'étude de l'hérédité du caractère « Grain nu » chez l'Avoine cultivée..... 335

R. Nozeran, Line Bancilhon. — Les cultures *in vitro* en tant que technique pour l'approche de problèmes posés par l'amélioration des plantes.... 167
V. Pétiard, Y. Demarly. — Mise en évidence de glucosides et d'alcaloïdes dans les cultures de tissus végétaux..... 361
B. Teyssendrier de la Serve, J.-P. Boutin. — Polymorphisme de la Luzerne : étude d'une sélection pour la germination en présence de chlorure de sodium au sein du cultivar *Gabès*..... 225

Notes.

Marie-Thérèse Chesneaux. — Possibilités de contrôle de l'identité variétale du Trèfle blanc. (*Trifolium repens* L.) en conditions contrôlées..... 311
Marie-Thérèse Chesneaux. — La culture du Radis en conditions artificielles 321
Marie-Thérèse Chesneaux. — Rythme de développement en conditions artificielles d'une série de variétés d'orges de printemps et alternatives.... 415
R. Monet et Y. Bastard. — Contribution à l'étude du contrôle génétique de quelques caractères morphologiques chez le Pêcher..... 399
R. Renaud. — L'éclarcissage chimique des boutons floraux et des fleurs du Prunier domestique..... 405
B. Schweisguth. — Note sur la multiplication végétative du Poireau..... 127

Revues bibliographiques.

F. Le Cochec. — Les méthodes de calcul du coefficient d'héritabilité en amélioration des plantes..... 115
F. Le Cochec. — Données récentes sur la méthode de sélection massale 389

Chronique des livres..... 133, 423

Informations..... 327

CONTENTS

C. Brian, M. Duron. — Study of the Pear-Quince-graft incompatibility. II. — Modifications of the union process by growth substances applied to herbaceous material..... 81
A. Charrier, R. Cousin. — *Fusarium* diseases of Pea ; behaviour of Pea varieties entered in the official French Catalogue forwards a strain of *Fusarium oxysporum* f. *pisi* (van hall) snyder and hansen..... 281
H. Clanet, O. Borsani. — Contribution to the study of gibberellic acid effects on growth of shoots and evolution of flower buds of the Peach tree. Practical consequences..... 61
H. Damavandy-Kozakonane, Ch. Grassely. — Effects of different factors on rhizogenesis of the peach × almond tree GF 677..... 95
Yvette Dattee. — Quantitative study of the self- and cross fertility in some Lucern families..... 5
Yvette Dattée. — Quantitative inheritance of ovules number per ovary in some families of cultivated Lucern (*Medicago sativa* L.)..... 201

Y. Demarly. — Regulation and heterosis 143
Y. Demarly. — Comments on combining abilities 187
P. Guy. — The genotypical structure of a panmictically multiplied autotetraploid hybrid. II. — Data for generalization 239
J. A. Huyskes. — A new method of breeding Witloof Chicory 301
P. Joudrier, A. Bourdet. — Genetical aspect of β-amylase activities in the Wheat grain 263
S. Kalfov, V. Mélard. — Preliminary research on the possibilities of genetical improvement of resistance to *Rattle-virus* 211
H. Laterrot. — Resistance to Corky Root in Tomato 109
M. Le Nard. — Influence of sequences of high and low temperatures on the differentiation of buds, rooting and bulbing in the Tulip 39
A. Llorente, C. Brian, J. Huet. — Effects of some growth substances on the development of the bourse-buds on Pear 23
D. Maizonnier. — Hybridization between four species of perennial Clover.. 377
C. Moule. — Contribution to the study of heredity of the « naked grain » character in cultivated Oats 335
R. Nozeran, Line Bancilhon. — *In vitro* culture, as a technique to approach some plant breeding problems 167
V. Pétiard, Y. Demarly. — Presence of glucosides and alcaloides in plant tissue cultures 361
B. Teyssendier de la Serve, J.-P. Boutin. — Polymorphism of Alfalfa : the effects of a selection for germination with sodium chloride on *Gabès* cultivar 225

Notes.

Marie-Thérèse Chesneaux. — Possibilities of controlling varietal identity in white Clover (*Trifolium repens* L.) under artificial conditions 311
Marie-Thérèse Chesneaux. — Cultivation of Radish under artificial conditions 321
Marie-Thérèse Chesneaux. — Development rhythm in artificial conditions, of a series of spring and alternative Barley varieties 415
R. Monet, Y. Bastard. — Contribution to the study of the genetic control of some morphological characters in the Peach 399
R. Renaud. — Chemical thinning of floral buds and flowers of the garden Plum 405
B. Schweisguth. — Note on vegetative propagation of Leek 127

Bibliographical reviews

F. Le Cochec. — Methods of estimating the heritability coefficient in plant breeding 115
F. Le Cochec. — Recent data on the mass selection method 389

Book reviews 133,423

Informations 327

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire;* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion* et *conclusion* ; f) *titre et résumé* en anglais ou destinéà être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.), l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume, la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. Mayer, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 5-1973

Dépôt légal : 2e trimestre 1973. N° d'impression : 796.